20.



21.



22.





Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen

ARCHIV

FÜR

ENTWICKLUNGSMECHANIK DER ORGANISMEN.

HERAUSGEGEBEN

VON

WILHELM ROUX,

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN HALLE A/D S.

ZWEIUNDZWANZIGSTER BAND.

MIT 17 TAFELN UND 92 TEXTFIGUREN.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1906.

Inhalt des zweiundzwanzigsten Bandes.

Erstes und zweites Heft.

Ausgegeben am 16. Oktober 1906.

Drittes Heft.

Ausgegeben am 6. November 1906.

Viertes Heft.

Ausgegeben am 11. Dezember 1906.

13341

ARCHIV

FÜR

ENTWICKLUNGSMECHANIK DER ORGANISMEN.

HERAUSGEGEBEN

VON

WILHELM ROUX,

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN HALLE A/S. S.

ZWEIUNDZWANZIGSTER BAND.

ERSTES UND ZWEITES HEFT.

MIT 9 TAFELN UND 15 TEXTFIGUREN.

AUSGEGEBEN AM 16. OKTOBER 1906.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1906.

Das

Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen

steht offen jeder Art von exakten Forschungen über die **„Ursachen"** der Entstehung, Erhaltung und Rückbildung der **organischen Gestaltungen***).

Bis auf weiteres werden auch kritische Referate und zusammenfassende Übersichten über andern Orts erschienene Arbeiten gleichen Zieles, sowie Titelübersichten der bezüglichen Literatur aufgenommen.

Das Archiv erscheint zur Ermöglichung rascher Veröffentlichung in zwanglosen Heften sowohl in bezug auf den Umfang, wie auch auf die Zeit des Erscheinens; mit etwa 40 Druckbogen wird ein Band abgeschlossen.

Die Herren Mitarbeiter erhalten unentgeltlich 40 Sonderdrucke ihrer Arbeiten; eine größere Anzahl Sonderdrucke wird bei Vorausbestellung gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert, unter der Voraussetzung, daß die Exemplare nicht für den Handel bestimmt sind. Referate, Besprechungen und Autoreferate werden mit ℳ 40.— für den Druckbogen nach Abschluß des Bandes honoriert.

Die Zeichnungen der Textfiguren sind im Interesse der rascheren Herstellung womöglich in der zur Wiedergabe durch Zinkätzung geeigneten Weise auszuführen**). Die Textfiguren sind vom Texte gesondert beizulegen; an den Einfügungsstellen im Texte sind die Nummern der bezüglichen Figuren anzubringen. Sind die eigentlich für den Text bestimmten, in linearer bzw. punktierter Manier hergestellten Figuren sehr zahlreich, so werden sie besser auf Tafeln beigegeben. Tafeln sind in der Höhe dem Format des Archivs anzupassen; für jede Tafel ist eine Skizze über die Verteilung der einzelnen Figuren beizufügen.

Die Einsendung von Manuskripten wird an den Herausgeber erbeten.

Der Herausgeber:
Prof. Dr. Wilh. Roux,
Halle a/d. S. (Deutschland).

Der Verleger:
Wilhelm Engelmann,
Leipzig.

---

*) Den in nichtdeutscher: in englischer, italienischer oder französischer Sprache zu druckenden Originalabhandlungen ist eine kurze Zusammenfassung der Ergebnisse, sei es in der Sprache des Originals oder in deutscher Sprache beizufügen.

**) Dies geschieht in linearer bzw. punktierter Zeichnung mit tiefschwarzer Tinte oder Tusche, kann aber leicht auch durch nachträgliches Überzeichnen der Bleistiftzeichnung mit der Tuschfeder hergestellt werden. Wer jedoch im Zeichnen mit der Feder nicht geübt ist, kann die einfache Bleistiftzeichnung einsenden, wonach sie von technischer Seite überzeichnet wird. Die Bezeichnungen (Buchstaben oder Ziffern) sind bloß schwach mit Bleistift einzutragen, sofern sie der Autor nicht kalligraphisch herzustellen vermag. Anweisungen für die Herstellung wissenschaftlicher Zeichnungen zu Textfiguren mit Ausführungen über die einzelnen Herstellungsarten und Proben derselben stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern gern unentgeltlich zur Verfügung.

ARCHIV

FÜR

ENTWICKLUNGSMECHANIK DER ORGANISMEN.

HERAUSGEGEBEN

VON

WILHELM ROUX,

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN HALLE A/S.

ZWEIUNDZWANZIGSTER BAND.

ERSTES UND ZWEITES HEFT.

ENTHALTEND ARBEITEN DER ZOOLOGISCHEN ABTEILUNG
DER BIOLOGISCHEN VERSUCHSANSTALT IN WIEN.

MIT 9 TAFELN UND 15 TEXTFIGUREN.

AUSGEGEBEN AM 16. OKTOBER 1906.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1906.

Inhalt des ersten und zweiten Heftes.

Arbeiten aus der Zoologischen Abteilung der Biologischen Versuchsanstalt in Wien.

Regeneration der Kiefer bei Reptilien und Amphibien.

Von

Isaak Werber.

(Aus der Biologischen Versuchsanstalt in Wien.)

Mit Tafel I und II.

Eingegangen am 24. Mai 1906.

Inhaltsübersicht.

In einer früheren Mitteilung[1]) habe ich über die von mir experimentell ermittelte Tatsache der Regeneration der Kiefer bei der Eidechse *Lacerta agilis* berichtet. Die Ansichten von Lessona, Weismann und Bordage, daß die Regenerationsfähigkeit eines gewissen Körperteiles oder Gliedes bei einem gewissen Tiere von seiner funktionellen Wichtigkeit und von der Verlustmöglichkeit abhängt, wie auch meine Beobachtungen bezüglich der Schnabelregeneration bei weiblichen Individuen vom Haushuhn gaben die unmittelbare Anregung zur Anstellung dieses Versuchs. Trotzdem bereits zahlreiche Versuche und Beobachtungen es klar dargetan haben, daß die Deutung der Regeneration im Sinne der genannten Autoren unhaltbar ist, sind noch immer manche Forscher bestrebt, deren Erklärungsweise der

[1]) Archiv f. Entw.-Mech. 1905. Bd. XIX. Heft 2.

Regenerationserscheinungen im Tierreiche eifrig zu verfechten[1]) und zu begründen. WEISMANN selbst erklärt die von KENNEL bekannt gewordene Tatsache der Regeneration des Schnabels beim Storch unter Zuhilfenahme einer selectionstheoretischen Ableitung als Anpassungserscheinung an die Verlustmöglichkeit des Schnabels beim männlichen Storche. Aus den Ansichten WEISMANNS geht hervor, daß die Regeneration des Schnabels beim männlichen Storche als der einzige oder vielleicht als einer der wenigen Widersprüche gegen die adaptative Natur der Regeneration anzusehen war, der nun durch seine Erklärungsweise gänzlich aufgehoben werde. Durch die Bekanntgabe der Tatsache der Regeneration bei Individuen weiblichen Geschlechts vom Haushuhn und bei Individuen beiderlei Geschlechter von *Lacerta agilis* habe ich das Gegenteil nachzuweisen gesucht. Da man vielleicht eine größere Verlustmöglichkeit der Kiefer bei der *Lacerta agilis* annehmen könnte (wofür allerdings keinerlei Anhaltspunkte vorliegen), habe ich die Regenerationsfähigkeit der Kiefer noch bei andern Reptilien und auch bei Amphibien überprüft. Unter diesen war es von den Fröschen bislang nicht bekannt, daß sie als metamorphosierte Tiere einen ganzen Körperteil zu regenerieren vermögen. Ich will nun in aller Kürze noch einmal auf die Versuche an der Eidechse zurückkommen, um dann über ähnliche Resultate bei andern Reptilien und Amphibien berichten zu können.

1. Lacerta agilis L.

Ich amputierte bei diesen Tieren den Kieferteil bis hart an die Grenze der Nasenlöcher (Intermaxillare) und einen entsprechend großen Teil am Unterkiefer (Symphysiale). Zum Versuche wurden Tiere männlichen und weiblichen Geschlechts verschiedenen Alters verwendet. Die Operation verursachte eine verhältnismäßig sehr geringe Blutung. Der Wundverschluß erfolgte sehr rasch. Nach dem Abstoßen des Wundschorfs sah man die Wundränder mit Epithel überkleidet. Die winkelartige Wundlücke am Oberkiefer füllte sich immer mehr bis sie gänzlich verschwand; hierauf wölbte sich die bereits geschlossene Wundfläche (siehe Fig. 2) und der Kiefer nahm

[1]) In einem populärwissenschaftlichen Werke, betitelt »Der Darwinismus und die Probleme des Lebens« von Dr. KONRAD GÜNTHER (Freiburg i. Br., Fr. E. Fehsenfeld) werden die WEISMANNschen Ansichten über die Regeneration und ihre Beziehungen zu Anpassungserscheinungen direkt als unantastbar feststehend hingestellt.

allmählich die Form des normalen an. Im Unterkiefer erfolgte nach dem Abstoßen des Wundschorfs und der Epithelüberkleidung eine Abrundung und im weiteren Verlaufe eine Zuspitzung der verletzten Stelle, während gleichzeitig das Wachstum vor sich ging. Die fertigen Regenerate haben in der Schuppenbekleidung und in der histologischen Beschaffenheit mancherlei Unterschiede von den entsprechenden Kieferteilen bei normalen Tieren aufzuweisen. Anstatt des einen Schildes, welches den amputierten Teil bedeckte (Fig. 1), sind bei manchen Exemplaren mehrere kleinere Schilder und bei andern sehr viele ganz kleine Schuppen (Granulaschuppen) am Regenerat zu sehen (Fig. 3 und 4). Betreffs der histologischen Beschaffenheit des Regenerats ist zu erwähnen, daß es mir bis nun nicht gelungen ist mit Sicherheit festzustellen, ob die Knochen der Kiefer als solche regeneriert werden können. Wie ich bereits früher schon mitgeteilt habe, habe ich an Querschnitten der regenerierten Kieferteile Knorpelgewebe anstatt des Knochengewebes konstatiert. Ich vermutete damals, daß dieses Knorpelgewebe mit zunehmendem Alter möglicherweise einer Ossification unterliege, was ich auch bei der Regeneration des Schwanzes bei Eidechsen voraussetzte. Nach einer abermaligen mikroskopischen Untersuchung fand ich aber an Querdurchschnitten (Fig. 22 und 23) von andern Exemplaren kein Knorpelgewebe, sondern ein Bindegewebe mit sehr reichlich eingelagerten Kernen (Fig. 24). Ich glaube nun, daß der Regenerationsprozeß der Knochen hier in der Weise verläuft, daß ein Bindegewebe gebildet wird als Vorstufe des Knorpelgewebes, welch letzteres möglicherweise mit zunehmendem Alter des Regenerats einer Ossification unterliegt. Eine sichere Aufklärung über diesen interessanten Gegenstand könnte wohl eine eingehendere mikroskopische Untersuchung während des Regenerationsprozesses gewähren, wozu allerdings sehr viele Zwischenstadien serienweisse konserviert werden müßten.

An der Hand der diesmal angestellten Versuche an derselben Tierart unternahm ich es zu ermitteln, ob auch die weiteren Partien der Kiefer zu regenerieren vermögen. Zu diesem Zwecke habe ich bei der diesmaligen Operation den Schnitt tiefer geführt, so, daß auch die Nasenlöcher weggeschnitten wurden. Der Versuch wurde in zwei Serien aufgestellt. In der ersten Serie wurden 25 Exemplare am Oberkiefer, in der zweiten Serie 8 Exemplare an beiden Kiefern operiert. Die Blutung war eine sehr starke. Manche Tiere sind gleich nach der Operation eingegangen, bei einigen andern war die Blutung so stark, daß trotz der Hemmung die Mundöffnung sich mit

Blut verklebt hat und die Tiere erstickt sind. Bei dem am Leben gebliebenen ging der Wundheilungsprozeß sehr rasch vor sich. Schon zwei Tage nach der Operation schlossen sich die Wundränder und kurz darauf konnte man wahrnehmen, daß die Wundlücke sich füllt und hervorwölbt. In dem noch ziemlich lockeren Gewebe des Verschlusses der Wundlücke konnte ich nach überraschend kurzer Zeit eine Öffnung und zwei Tage später eine zweite Öffnung an der Stelle, welche im normalen Zustande den Nasenlöchern zukommt, bemerken. Es ist sehr wahrscheinlich, daß dies in Ausbildung begriffene Nasenlöcher waren. Leider konnte ich diese Erscheinung nicht weiter verfolgen, da das letzte noch am Leben gebliebene Exemplar, bei dem ich das beobachtet habe, sehr bald einging. Durch die sehr starke Verletzung waren nämlich die Tiere an der Nahrungsaufnahme verhindert. Dies und auch die sehr geringe Widerstandsfähigkeit der Eidechsen gegen Verletzungen zur Winterszeit brachten die Tiere zum gänzlichen Absterben. Ich habe mich zwar bemüht die Tiere am Leben zu erhalten, indem ich jedes einzelne Tier fütterte, aber — war die auf diese Weise von den Tieren aufgenommene Nahrung unzureichend, oder war es der Einfluß der ungünstigen Jahreszeit — es gelang mir nicht einmal ein einziges Exemplar am Leben zu erhalten. Die Tiere wurden, wie erwähnt, künstlich gefüttert, nämlich mit Larven vom Mehlkäfer (*Tenebrio molitor*) gestopft. Dies wurde in der Weise vollzogen, daß ich der Larve den Kopf abgeschnitten habe und sie dann dem Tiere vorhielt, welches den herausquellenden Körpersaft gierig leckte und dabei den Mund sehr weit öffnete, so, daß man nun — allerdings sehr vorsichtig, weil sonst das Tier ersticken könnte — das Futter mittels Pinzette hineinschieben konnte. Trotzdem dieser Versuch an der großen Sterblichkeit der Tiere scheiterte, scheint es mir doch nicht ausgeschlossen zu sein, daß die tiefer liegenden Partien der Kiefer zu regenerieren vermögen und es würde sich vielleicht verlohnen den Versuch noch einmal — selbstverständlich zu einer günstigeren Jahreszeit (Frühjahr und Sommer) und an einer größeren Anzahl von Versuchstieren — anzustellen.

Die Amputation des Oberkiefers bis zur Grenze der Nasenlöcher und eines entsprechend großen Teils am Unterkiefer führte ich auch bei andern Lacertiden: *Lacerta vivipara* Jacqu. und *Lacerta viridis* Laur. aus. Aber auch dieser Versuch ergab kein positives Resultat. Die Anzahl der Versuchstiere war im Verhältnis zur großen Sterblichkeit eine zu geringe. Auch scheint bei diesen Tieren die Wider-

standsfähigkeit — wenigstens bei Verwundungen am vorderen Körperende — eine geringere zu sein, als bei der *Lacerta agilis*. Bei *Lacerta vivipara* verlief die Wundheilung ganz ähnlich wie bei *Lacerta agilis* und sicherlich wäre hier ein positives Resultat erzielt worden, wenn nicht die erwähnten ungünstigen Umstände mitgewirkt hätten. Die Tiere sind alle binnen etwa 20 Tagen eingegangen. Hingegen scheint es mir zweifelhaft, ob die Kiefer bei den *Lacerta viridis* regeneriert hätten, selbst wenn die Tiere längere Zeit am Leben geblieben wären. Zwar wirkten auch hier dieselben mißgünstigen Umstände, aber dennoch zeigten diese Tiere eine noch viel geringere Widerstandsfähigkeit, als die andern Lacertiden. Die Tiere sind nämlich alle nach etwa 8—10 Tagen eingegangen, ohne daß sich die Wunden geschlossen hätten, was möglicherweise auf eine Infektion zurückzuführen ist.

2. Tarentola annularis Geoffr. und mauretanica L.

Auch zwei Vertreter der Geckoniden, nämlich *Tarentola annularis* und *Tarentola mauretanica* wurden zu diesen Versuchen herangezogen. Das Terrarium, in dem die Tiere untergebracht waren, war aus Holz, mit Glasscheiben versehen, der Boden war mit Sand ausgebettet und jedes Terrarium enthielt einen kleinen Baumast und einige Steine, unter welche sich die Tiere besonders bei trübem Wetter gern verkriechen und oft haufenweise neben- und aufeinander liegen. Bei schönem Wetter waren die Tiere immer am Baumast oder an den Wänden des Terrariums zu sehen. Der Sandboden erwies sich aber als sehr unpraktisch, weil an den Wunden immer Sandkörnchen blieben, was die Wundheilung verzögerte. Deshalb bettete ich dann den Boden mit frischem, aber trockenem Moos aus, das oft gewechselt wurde. Als Futter wurden auch hier Mehlkäferlarven verwendet.

Der Regenerationsprozeß verlief hier ganz ähnlich wie bei *L. agilis*. Es erfolgte also zunächst im Oberkiefer der Verschluß der Wundränder und fortschreitendes Aneinanderrücken der Winkelarme der Wundlücke, bis diese gänzlich schwand; am Unterkiefer erfolgte nach dem Wundverschluß eine Abrundung und fortschreitende Zuspitzung bei gleichzeitigem Nachwachsen desselben. Hierauf konnte man die langsame Differenzierung des Epithels und die Bildung der damit zusammenhängenden Schuppenbekleidung beobachten. Was diese letztere betrifft, sei darauf hingewiesen, daß sie gewisse — wenn auch nicht sehr wesentliche — Abweichungen von der primären

Beschuppung insofern aufweist, als die Schilder des Regenerats ein wenig anders gestaltet sind als die an derselben Stelle beim normalen Tiere (Fig. 7—14). Hier ist nämlich ähnlich wie bei *L. agilis* eine Zersplitterung des einen, die amputierte Stelle bedeckenden Schildes in zwei oder mehrere kleinere Schilder zu bemerken (Fig. 7, 8, 9, 10, 13, 14) oder nimmt das Schild am Regenerat des Unterkiefers eine andre (flaschenförmige) Gestalt an. — Was die zur Regeneration erforderliche Zeitdauer betrifft, ist diese eine größere als bei *L. agilis.* Auch ist hier die Widerstandsfähigkeit eine geringere, da nämlich die Sterblichkeit nach Verletzungen ziemlich groß ist. Das Regenerat erreicht bei *Tarentola annularis* und *mauretanica* die normale Größe; Tiere mit regenerierten Kieferspitzen sind von normalen kaum zu unterscheiden.

Betreffs der Regeneration der Kiefer bei Amphibien existiert nur eine ältere Angabe[1]) über die Kieferregeneration bei den Tritonen. Ich unternahm es daher, die Regenerationsfähigkeit der Kiefer bei *Triton cristatus* und *Triton alpestris* nachzuprüfen, um zu sehen, ob auch hier, wie bei den Eidechsen, die histologische Beschaffenheit des Regenerats eine andre ist als die der amputierten Kieferteile; ferner stellte ich dieselben Versuche bei den höher stehenden schwanzlosen Amphibien bei Tieren in verschiedenen Entwicklungsstadien an, um zu sehen, ob die phylogenetische und ontogenetische Entwicklungsstufe in bezug auf die Regeneration zum Ausdruck gelangt. Untersucht wurden: *Triton cristatus*, *Triton alpestris*, *Rana esculenta*, *Rana temporaria* und *Hyla arborea.*

3. Triton cristatus Laur. und alpestris Laur.

Bei *Triton cristatus* und *Tr. alpestris* amputierte ich am Oberkiefer die Spitze bis zur Grenze der Nasenlöcher und am Unterkiefer ein entsprechend großes Stück. Die Blutung war in beiden Fällen eine äußerst geringe. Die Wundstellen überkleideten sich sehr rasch mit einer lichten Epithelschicht, die immer dunkler wurde, indem zuerst das schwarze und erst später das gelbe bzw. rötliche Pigment auftrat. Die Regeneration erfolgte sehr rasch; bei *Tr. cristatus* nach 6—8 Wochen, bei *Tr. alpestris* dauerte der Regenerationsprozeß etwas

---

[1]) SPALLANZANI, Prodromo di un opera imprimersi sopra le riproduzioni animali dato in luce dall' abate SPALLANZANI. Modena 1768.

länger, 10—12 Wochen. Das Regenerat (Fig. 15) ist in beiden Fällen ein vollständiges; sogar die Zähne werden neugebildet (Fig. 23). Der Querschnitt durch das Regenerat weist nicht den geringsten Unterschied von dem Querschnitt an derselben Stelle des Kiefers bei einem normalen Tiere auf. Auch im äußeren Habitus ist weder ein *Triton alpestris* noch ein *Tr. cristatus* mit Regenerat von einem normalen Tiere zu unterscheiden.

4. Rana esculenta L.

Hier stellte ich den Versuch an Kaulquappen und an ausgebildeten Tieren, deren Körpergröße etwa 2,3 cm betrug, an. An den Kaulquappen amputierte ich ringsherum den Hornschnabel weg und an den ausgebildeten Tieren am Oberkiefer die Spitze bis zu den Nasenlöchern und ein entsprechend großes Stück der Unterkieferspitze. Die Kaulquappen, welche in einer Anzahl von 26 Exemplaren operiert wurden, zeigten eine geringe Widerstandsfähigkeit gegen derartige Verletzungen und starben beinahe alle nach wenigen Wochen ab. Nur drei Exemplare sind am Leben geblieben und regenerierten den entfernten Teil des Vorderendes, nämlich zuerst den Oberkiefer und dann erst den Unterkiefer, vollständig. — Die ausgebildeten Frösche wurden in einer Anzahl von 22 Exemplaren operiert. Auch hier war die Widerstandsfähigkeit eine verhältnismäßig geringe. Die Blutung war eine ganz unbedeutende. Die Tiere wurden mit Mehlkäferlarven gefüttert. Der Verlauf der Regeneration war hier ganz ähnlich wie bei *Lacerta agilis* und bei den Tritonen, und nahm einen Zeitraum von etwa 6—8 Wochen in Anspruch. Die Regenerate (Fig. 5) sind vollständig; die amputierten Knochenstücke sind neugebildet worden, wovon ich mich durch Maceration überzeugte. Ein Tier mit regenerierten Kieferspitzen ist von einem normalen gar nicht zu unterscheiden.

5. Rana temporaria L.

Der Versuch wurde an zehn Exemplaren verschiedener Größe vorgenommen, die jedoch alle eine Länge von über 4 cm aufwiesen. Hier amputierte ich nur die Spitze des Oberkiefers bis zu den Nasenlöchern, der Unterkiefer blieb intakt. Die Blutung war hier eine ziemlich starke und der Wundverschluß erfolgte bei den meisten Tieren erst nach 9 Tagen, bei andern noch später. Hierauf folgte an den Rändern der Wundlücke eine Zellwucherung, welche einen geringen

Teil der Wundlücke ausfüllte und eine zweizackige Form annahm. Am Unterkiefer hat die entsprechende Stelle hypertrophiert und eine zweizackenförmige Gestalt angenommen, so daß die Hebungen am Unterkiefer in die Senkungen am Oberkiefer (und umgekehrt) greifen (Fig. 5). Diese Erscheinung ist als kompensatorische Hypertrophie zu bezeichnen. Regeneriert hat in einem Zeitraum von 6 Monaten kein einziges Tier, was meiner Ansicht nach darauf zurückzuführe ist, daß die Tiere schon ziemlich groß waren, da die Operation vorgenommen wurde.

6. Hyla arborea L.

Hier stellte ich den Versuch in zwei Serien auf. Als erste Serie sind zehn Exemplare von einer Größe von 2,5 cm operiert worden. Amputiert wurde nur die Oberkieferspitze bis zu den Nasenlöchern. Die Blutung war eine geringe. Der Regenerationsprozeß verlief genau so wie bei *Rana esculenta*; nur nahm die Regeneration einen etwas größeren Zeitraum in Anspruch. Nach etwa $3^1/_2$ Monaten konstatierte ich vollständige Regenerate des verletzten Oberkiefers bei vier Exemplaren. Das Regenerat (Fig. 17, 19) zeigt geringe Unterschiede gegenüber derselben Stelle am normalen Tiere (Fig. 16, 18), welche auf der Unterseite des Oberkiefers zu konstatieren sind. Namentlich ist am Regenerat eine leichte Einsenkung der Kieferspitze und eine viel kleinere Entfernung des in der Mitte verlaufenden Bogens von den Nasenlöchern, wie auch eine Verdickung und sehr lichte Färbung des Bogens zu bemerken. Als zweite Serie wurden acht Exemplare in der Größe von 5 cm operiert. Diese Tiere regenerierten aber (wahrscheinlich wegen vorgeschrittenen Alters) nicht mehr. Der Versuch wurde nach 6 Monaten mit negativen Resultaten abgeschlossen. —

Die Resultate obiger Versuche lassen sich dahin zusammenfassen:

I. Von den Amphibien regenerieren: a) die Urodelen (*Triton cristatus* und *alpestris*) die amputierten Kieferspitzen gänzlich. Das Alter der Tiere spielt hier keine Rolle; b) bei den Anuren nur Kaulquappen und kleinere Tiere (*Rana esculenta*, *Hyla arborea*), während bei größeren Tieren die amputierten Kiefer gar nicht regenerieren (*Hyla arborea*) oder eine Regulation durch kompensatorische Hypertrophie eintritt, wenn bloß ein Kiefer amputiert wurde (*Rana temporaria*).

II. Von den Reptilien regenerierten amputierte Kieferspitzen bis zur Grenze der Nasenlöcher: die Eidechse *Lacerta agilis*, die Geckone *Tarentola annularis* und *mauretanica*. Das Regenerat weist eine von der primären abweichende Beschuppung auf.

III. a) bei den Amphibien werden im amputierten Kieferteile alle Gewebsarten vollständig regeneriert, insofern das betreffende Tier die Regenerationsfähigkeit des Kiefers noch besitzt (Tritone, *Rana esculenta*, *Hyla arborea*); b) bei den Reptilien konnte nicht beobachtet werden, daß das Knochengewebe in den amputierten Kieferteilen regeneriert werde. Die Regenerate zeigen bei den Reptilien an Stelle des Knochengewebes im amputierten Kieferteile ein Ersatzgewebe (Bindegewebe oder in günstigsten Fällen Knorpelgewebe).

IV. Die Regenerationsfähigkeit der Kieferspitzen bei den untersuchten Amphibien und Reptilien nimmt a) mit der höheren phylogenetischen Stellung (Tritone, Frösche, Echsen) und b) mit der höheren ontogenetischen Entwicklungsstufe des Individuums (Kaulquappen, kleine Tiere, ausgewachsene Tiere) stufenweise ab.

7. Versuchsprotokolle.

Lacerta agilis (I. Serie).

Art der Operation und Zustand der operierten Tiere	Anzahl	Tag der Operation	Kontrolliert	Zugrunde gegangen	Nicht regeneriert	Regeneriert	Regenerierter Teil
Oberkieferspitze mit den Nasenlöchern amputiert	25	31. X. 04					
Erstickt durch Verklebung der Mundöffnung mit Blut			1. XI. 04	2			
Wundverschluß			3. XI. 04	7			
Die Wundlücke füllt sich und wölbt sich hervor .			9. XI. 04	8			
Bildung eines Nasenloches in der Wölbung der verwachsenen Wundlücke bei einem Exemplar? .			13. XI. 04	4			
Bildung des zweiten Nasenloches bei demselben Exemplar?			15. XI. 04	2			
Die letzten Exemplare abgestorben.			21. XI. 04	2		0	

Lacerta agilis (II. Serie).

Art der Operation und Zustand der operierten Tiere	Anzahl	Tag der Operation	Kontrolliert	Zugrunde gegangen	Nicht regeneriert	Regeneriert	Regenerierter Teil
Oberkiefer mit Nasenlöchern amputiert; Unterkiefer entsprech. tief	8	16. XII. 04					
Wundverschluß bei drei Exemplaren			18. XII. 04	2			
Wundverschluß bei zwei Exemplaren.			20. XII. 04	2			
- - -			21. XII. 04	1			
Die Wundlücke füllt sich			24. XII. 04	2			
Das letzte Exemplar tot .			29. XII. 04	1		0	

Tarentola annularis.

Beide Kieferspitzen (Oberkiefer bis zu den Nasenlöchern, Unterkiefer entsprech. tief) amputiert .	7	5. XI. 04					
Wundverschluß			8. XI. 04	2			
-			14. XI. 04				
-			17. XI. 04	1			
-			22. I. 05	2			
Wundlücke im Oberkiefer verkleinert, Unterkiefer abgerundet, die Wundränder mit Epithel überkleidet			8. II. 05				
Regenerate (noch nicht vollständig)			22. IV. 05				Ober- und Unterkief.
Vollständige Regenerate mit abweichender Beschuppung			12. VI. 05			2	-

Tarentola mauretanica.

Beide Kieferspitzen (Oberkiefer bis zu den Nasenlöchern, Unterkiefer entsprech. tief) amputiert .	10	2. XI. 04					
Wundverschluß			5. XI. 04	2			
-			8. XI. 04	1			
-			12. XI. 04	2			
-			17. XI. 04	2			

Art der Operation und Zustand der operierten Tiere	Anzahl	Tag der Operation	Kontrolliert	Zugrunde gegangen	Nicht regeneriert	Regeneriert	Regenerierter Teil
Wundlücke im Oberkiefer verkleinert, Unterkiefer abgerundet, die Wundränder mit Epithel überkleidet			14. II. 05	1			
Regenerate (noch nicht vollständig)			22. IV. 05			3	Ober- u. Unterkieferspitze
Vollständige Regenerate mit abweichender Beschuppung			7. VI. 05			3	-

Triton cristatus.

Art der Operation und Zustand der operierten Tiere	Anzahl	Tag der Operation	Kontrolliert	Zugrunde gegangen	Nicht regeneriert	Regeneriert	Regenerierter Teil
Oberkiefer bis zu den Nasenlöchern, Unterkiefer entsprechend tief amputiert	12	21. XII. 04					
Wundverschluß u. Epithelbildung			23. XII. 04	2			
- - -			27. XII. 04	3			
Im Oberkiefer ist die Wundlücke beinahe ganz ausgefüllt, der Unterkiefer ist bedeutend nachgewachsen			18. I. 05				
Vollständige Regenerate .			29. I. 05			7	Ober- u. Unterkief.

Triton alpestris.

Art der Operation und Zustand der operierten Tiere	Anzahl	Tag der Operation	Kontrolliert	Zugrunde gegangen	Nicht regeneriert	Regeneriert	Regenerierter Teil
Oberkiefer bis zu den Nasenlöchern, Unterkiefer entsprechend tief amputiert	23	5. I. 05					
Wundverschluß u. Epithelbildung.			7. I. 05	3			
Unterkiefer bedeut. nachgewachsen; im Oberkiefer ist die Wundlücke nunmehr ganz klein . .			23. II. 05	6			
Vollständige Regenerate .			14. IV. 05	2		12	Ober- u. Unterkief.

Rana esculenta (Kaulquappen).

Art der Operation und Zustand der operierten Tiere	Anzahl	Tag der Operation	Kontrolliert	Zugrunde gegangen	Nicht regeneriert	Regeneriert	Regenerierter Teil
Entfernung des Hornschnabels mittels Schere	26	4. I. 05		7		0	
Wundverschluß u. Epithelbildung.			7. I. 05	5		0	
- - -			23. II. 05	8		0	
Regeneriert			7. III. 05	0	2	4	Oberkief.
-			18. III. 05	0	1	1	-
-			27. III. 05	3	0	1	-
-			7. IV. 05	2	0	1	beide Kiefer

Rana esculenta.

Entfernung beider Kieferspitzen	22	4. I. 05					
Wundverschluß u. Epithelbildung.			7. I. 05	3		0	
Regenerat in Bildung . .			23. II. 05	7		6	beid. Kief.
- - - . .			28. II. 05	5		6	-
Vollständig regeneriert .			7. III. 05	3		4	-

Rana temporaria.

Oberkieferspitze bis zu den Nasenlöchern herausgeschnitten	10	6. I. 05					
Wunde noch offen . . .			8. I. 05				
- - - . . .			12. I. 05	3			
Wundverschluß			17. I. 05				
Zellwucherung an den Rändern der Wundlücke			3. II. 05	1			
- - -			14. II. 05	2			
Der der entfernten Oberkieferspitze entsprech. Teil am Unterkiefer ist hypertrophiert			4. III. 05				
- - -			21. IV. 05	2			
			abgeschlossen: 7. VI. 05			0	

Hyla arborea [I. Serie (klein)].

Art der Operation und Zustand der operierten Tiere	Anzahl	Tag der Operation	Kontrolliert	Zugrunde gegangen	Nicht regeneriert	Regeneriert	Regenerierter Teil
Oberkieferspitze bis zu den Nasenlöchern herausgeschnitten	10	7. I. 05					
Wundverschluß			9. I. 05	2			
-			13. I. 05	4			
Wundlücke füllt sich; Regenerat in Bildung . .			29. I. 05	1			
Regenerate			24. III. 05			3	Oberkief.-spitze

Hyla arborea [II. Serie (groß)].

Art der Operation und Zustand der operierten Tiere	Anzahl	Tag der Operation	Kontrolliert	Zugrunde gegangen	Nicht regeneriert	Regeneriert	Regenerierter Teil
Oberkieferspitze bis zu den Nasenlöchern herausgeschnitten	8	6. I. 05					
Wundverschluß			9. I. 05	2			
-			27. I. 05	2			
-			14. II. 05	1			
-			17. III. 05	1			
			abgeschlossen: 12. VI. 05		2	0	

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

(Sämtliche Figuren nat. Gr.)

Fig. 1. Kopf von *Lacerta agilis* mit normalen Kiefern (von unten gesehen).

Fig. 2. Kopf von *Lacerta agilis* mit in der Regeneration begriffenem Ober- und Unterkiefer (von unten gesehen).

Fig. 3. Kopf von *Lacerta agilis* mit vollständig regeneriertem Ober- und Unterkiefer (von unten gesehen).

Fig. 4. Kopf von *Lacerta agilis* mit regeneriertem Ober- und Unterkiefer (von unten gesehen).

Fig. 5. *Rana esculenta* mit regenerierten Kiefern.

Fig. 6. *Rana temporaria* mit verletztem Oberkiefer und kompensatorisch hypertrophiertem Unterkiefer.

Fig. 7. *Tarentola mauretanica*, Unterkiefer von unten, normal.

Fig. 8. *Tarentola mauretanica*, Unterkiefer von unten, regeneriert.

Fig. 9. *Tarentola mauretanica*, Oberkiefer von oben, normal.
Fig. 10. *Tarentola mauretanica*, Oberkiefer von oben, regeneriert.
Fig. 11. *Tarentola annularis*, Unterkiefer von unten, normal.
Fig. 12. *Tarentola annularis*, Unterkiefer von unten, regeneriert.
Fig. 13. *Tarentola annularis*, Oberkiefer von oben, normal.
Fig. 14. *Tarentola annularis*, Oberkiefer von oben, regeneriert.
Fig. 15. *Triton cristatus*, Ober- und Unterkiefer von unten, regeneriert.
Fig. 16. *Hyla arborea*, Oberkiefer von oben, normal.
Fig. 17. *Hyla arborea*, Oberkiefer von oben, regeneriert.
Fig. 18. *Hyla arborea*, Oberkiefer von unten, normal.
Fig. 19. *Hyla arborea*, Oberkiefer von unten, regeneriert.

Tafel II.

(Fig. 20, 21 und 23 vergr. Obj. a* Oc. 4, Zeiss, Tischhöhe,
Fig. 22 vergr. Obj. 7 Oc. 4, Zeiss.)

Fig. 20. Querschnitt durch die Oberkieferspitze von *Lacerta agilis*, normal.
Fig. 21. Querschnitt durch eine regenerierte Oberkieferspitze von *Lacerta agilis*. (Die Schrumpfungen dürften durch die Präparation entstanden sein.)
Fig. 22. Ein Stück aus dem Bindegewebe des regenerierten Oberkiefers von *Lacerta agilis*.
Fig. 23. Querschnitt durch das Regenerat der Oberkieferspitze von *Triton cristatus*.

Über Regeneration bei Amphioxus lanceolatus.

Von

Raoûl Biberhofer.

(Aus der Biologischen Versuchsanstalt in Wien.)

Mit 2 Figuren im Text.

Eingegangen am 24. Mai 1906.

Über die Regenerationsfähigkeit bei *Amphioxus* ist trotz der vielseitigsten Studien über Leptocardier sehr wenig bekannt. In einer Arbeit von JOZEF NUSBAUM[1]) wird die scheinbare Regenerationsunfähigkeit, welche sich dem Verfasser als Resultat seiner Versuche ergab, zu erklären gesucht, wobei er besonders die Struktur des *Amphioxus*-Körpers für Regenerationsbedingungen als sehr ungeeignet bezeichnete.

Nun ist es mir in der zweiten Hälfte des Jahres 1905 gelungen, Regenerate vom Vorderende des *Amphioxus* zu erhalten. Das Material bestand aus 12 Exemplaren von *Amphioxus lanceolatus* von der Küste Helgolands; sie wurden in 4 Glasbecken zu je 3 Stück verteilt. Einer Infektion wurde durch Waschen des Sandes usw. vorzubeugen gesucht; trotzdem gingen in den ersten Wochen 10 Stück an der rosafarbenen Infektion ein, der auch die meisten Exemplare von NUSBAUM unterlegen waren. Die zwei übrigen (die sich in demselben Becken befanden), wurden nach einer Versuchsdauer von 25 Wochen (20. Juni — 10. Dezember) herausgenommen, ohne daß sie eine Spur einer Infektion gezeigt hätten und hierauf konserviert. Zu erwähnen ist noch, daß die verwendeten Objekte durchwegs kleine Tiere von 2—$3^1/_2$ cm Länge waren.

---

[1]) Vergleichende Regenerationsstudien von J. NUSBAUM. Leipzig 1905, S. 297 ff.

Die Operation geschah in der Weise, daß mit einem Scalpell der vorderste Kopfabschnitt teils mit, teils ohne Cirren abgetrennt wurde, wobei an einzelnen Stücken auch der Endteil von Chorda und Rückenmark getroffen wurde; die Länge der weggeschnittenen Teile betrug 1,5—2 mm. Eine genaue Abtrennung eines gleichen Stückes bei jedem Exemplare war nicht möglich, da die Operation wegen der geringen Widerstandsfähigkeit rasch ausgeführt werden mußte.

Fig. 1.

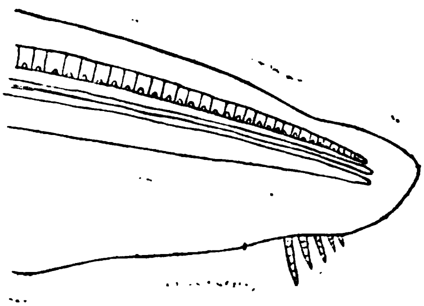
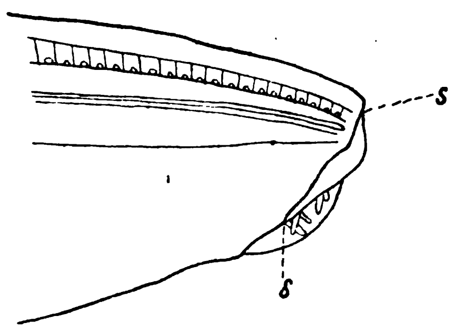


Fig. 2.



An den beiden übriggebliebenen Exemplaren konnte man folgendes beobachten: das größere (Länge nach dem Versuch 2,8 cm) zeigte einen charakteristischen Wundverschluß, während das kleinere (Länge 2,3 cm) eine deutliche Regeneration aufwies. Der regenerierte Teil ist, wie man am Präparate ersehen konnte, durch hellere Färbung erkenntlich, die Schnittfläche zeigte sich (in der Seitenansicht) als Linie (*ss*).

Der Schnitt verlief also senkrecht zur Längsachse und berührte auch die Cirrenregion. Der am stärksten vorgewachsene Teil des Regenerates liegt senkrecht zur Schnittfläche, wie es dem Regenerationsgesetze von Barfurth entspricht. Ob bei diesem Objekte auch eine Regeneration der Cirren eintrat, ist nicht zu erkennen, da es unsicher ist, ob sie durch den Schnitt tangiert wurden, da sie sich bei Berührung einzogen und selbst im Falle der Durchschneidung in verschiedener Länge getroffen würden, so daß nach der Länge der Cirren, die jetzt am Präparat sichtbar sind, die Frage der Regeneration unbeantwortet bleiben muß.

Versuche der Regeneration des Hinterendes mißlangen infolge Eintretens der Infektion; daß die Regeneration jedoch eintritt, ist

einer Angabe in HANS PRZIBRAMS »Regeneration«[1]) zu entnehmen, worin einer mündlichen Mitteilung HAMANNS an den Verfasser Erwähnung getan wird. Wenngleich also NUSBAUM keine Regenerate erzielte und auch einen Grund hierfür geltend macht, so ist dieser immerhin berechtigt, da ein relativ geringes Regenerationsvermögen vorhanden ist; auch darin, daß er seine Mißerfolge nicht im Sinne der WEISMANNschen Theorie deutet, nach welcher der im Sande lebende *Amphioxus* vor Verletzungen geschützt wäre und deshalb keine Regenerationsfähigkeit besitze, können wir NUSBAUM um so eher beipflichten, als wir positive Resultate anzuführen imstande sind.

[1]) H. PRZIBRAM, Regeneration. Aus »Ergebnisse der Physiologie«. 1. Jahrg. 1902. S. 100.

Experimentelle Flossenregeneration bei europäischen Süßwasserfischen.

Von

Kamil Bogacki.

(Aus der Biologischen Versuchsanstalt in Wien.)

Mit Tafel III.

Eingegangen am 24. Mai 1906.

Im Anschluß an die von T. H. MORGAN in: »Notes on Regeneration«[1]) veröffentlichten Ergebnisse aus den am Goldfisch und *Fundulus majalis* angestellten Versuchen, welch letztere die Wiederkehr, bzw. Modifikationen der charakteristischen Zeichnungen an Regeneraten zu ermitteln hatten, habe ich an folgenden Süßwasserfischen: *Gobio fluviatilis*, *Misgurnus fossilis*, *Esox lucius*, *Cottus gobio*, *Perca fluviatilis*, *Cobitis taenia* und *Nemachilus barbatula* in demselben Sinne die Versuche unternommen. MORGAN hat an Regeneraten der Schwanzflosse beim Goldfisch das schwarze Band erhalten, den schwarzen Fleck an der Rückenflosse bei *Fundulus majalis* nach zwei Monaten nicht, vielleicht aus dem Grunde, weil er — wie aus seinen Worten S. 168: »es sprach nichts dafür, daß dies geschehen wäre, wenn der Fisch länger gehalten worden wäre« zu schließen ist, — eine zu kurze Zeit dem Experimente gegönnt hat. Bei *Perca fluviatilis* weist die (vordere) Rückenflosse einen schwarzen Saum und einen, zwischen letztem und drittletztem Flossenstrahl gelegenen schwarzen Fleck auf. Im Verlaufe der Regeneration ließen sich gewissermaßen drei Stadien unterscheiden: 1) Anfang der Regeneration ohne jedwede Zeichnung, 2) das Auftreten des schwarzen Saumes, 3) schließlich bei vollkommener Regeneration der Rücken-

[1]) Biological Bulletin. Vol. VI. No. 4. March 1904. p. 159.

flosse auch das des schwarzen Fleckes. Es sei bemerkt, daß der erwähnte schwarze Fleck bei *Perca* sowohl beim Männchen, wie beim Weibchen vorhanden ist, keineswegs also einen sekundären Geschlechtscharakter, wie das bei *Fundulus majalis* der Fall ist, darstellt. Die Zeichnungen an den Regeneraten der übrigen Fische lassen im Vergleich mit der ursprünglichen Zeichnung nichts Abweichendes erkennen. Aber im Verlaufe und noch mehr nach Abschluß der Versuche hat sich eine Tatsache herausgestellt, die auf die Regenerationsfähigkeit der Flossen verschiedener Körperregionen in bezug auf Zeit und auf den, in derselben Zeit erfolgten Zuwachs der operierten Flossen, ein sehr merkwürdiges Licht wirft. Die betreffenden Resultate sind aus folgendem Protokoll ersichtlich:

Name der Art	Datum der Operation	Art der Operation	Zahl der Exemplare[1]	Datum der Untersuchung	Resultate
Gobio fluviatil. Flem.	29. X. 04	recht. Brustfloss.	4	31. V. 05	nur die Wunde vernarbt
- - -	-	Rückenflosse	4	-	2 Exemplare weisen Anfänge d. Regeneration auf, bei 2 die Wunde geschlossen
- - -	-	Schwanzflosse	3	-	3 vollständ. Regenerate
Misgurnus foss. Lac.	5. XI. 04	Brustflosse	2	27. V. 05	nicht regeneriert
- - -	-	Schwanzflosse	3	-	3 vollständ. Regenerate
Esox lucius L. . .	11. XI. 04	Rückenflosse	5	27. V. 05	2 Regenerate, 3 Vernarbung
- - - . .	31. X. 04	Schwanzflosse	6	-	6 vollständ. Regenerate
Cottus gobio L. . .	5. XI. 04	Rückenflosse	2	1. VII. 05	1 nicht, 1 Anfänge
- - - . .	-	Schwanzflosse	2	-	2 Regenerate
Perca fluviatilis L.	24. XI. 04	Rückenflosse	6	27. VI. 05	3 nicht, 2 Anfänge, 1 Exemplar vollständige Regeneration. Am Regenerat charakteristischer schwarzer Saum und Fleck
Cobitis taenia L. . .	5. XI. 04	Schwanzflosse	1	27. VI. 05	regeneriert
Nemachilus barbatula L.	11. XI. 04	Rückenflosse	3	27. VI. 05	nicht regeneriert

[1]) Beim Abbruch der Versuche.

Aus dem Protokoll stellt sich heraus, daß die regenerativen Potenzen in der Längsachse des Körpers die größten sind, was mit Regenerationphänomenen in andern Tierklassen in gewissem Grade übereinstimmt.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel III.

Fig. 1 und 2. Regenerate der Schwanzflosse von *Esox lucius*.
Fig. 3. Vernarbung, Fig. 4 Regeneration der Rückenflosse von *Esox lucius*.
Fig. 5. *Perca fluviatilis* mit abgeschnittener Rückenflosse.
Fig. 6 und 7. Zwei Stadien der nachwachsenden Rückenflosse von *Perca fluviatilis*.

Einige Mißbildungen beim Dornhai (Acanthias vulgaris Risso).

Von

Priv.-Doz. Dr. **Otto Grosser** und Priv.-Doz. Dr. **Hans Przibram.**

(Aus der Biologischen Versuchsanstalt in Wien.)

Mit Tafel IV und 3 Figuren im Text.

Eingegangen am 24. Mai 1906.

Inhaltsübersicht.

I.

1. Eine accessorische Flosse im Kopfbereich.

Bei einem halb ausgewachsenen, 56 cm langen, im übrigen normal gestalteten männlichen Exemplar findet sich folgende Abnormität: Zwischen den Spritzlöchern steht in der dorsalen Mittellinie auf dem Kopfe eine unpaare, quer gestellte platte Flosse von 4 cm Länge und 18 mm Breite und ziemlich unregelmäßiger Konturlinie; dem Schädel sitzt sie mit einem verschmälerten Stiele auf. Sie ist ziemlich stark nach hinten geneigt, doch ohne dem Schädel wirklich anzuliegen (vgl. hierzu Tafel IV Fig. 2). Knapp vor ihrer Wurzel werden die äußeren Mündungen der Ductus endolymphatici sichtbar (vgl. hierzu auch Tafelfig. 3).

Die Präparation ergibt, daß die Flosse dem hinteren Rande der Parietalgrube mittels einer Art von Gelenk angefügt ist, doch ist der Gelenkspalt kein einheitlicher, sondern von Bindegewebszügen unterteilt. Übrigens schiebt sich von rückwärts eine Hautduplicatur so weit unter den Stiel der Flosse vor, daß die gelenkähnliche Verbindung auf den rostralen Teil der basalen Stielfläche beschränkt bleibt. Entsprechend dieser Gelenkverbindung zeigt die frei präparierte Parietalgrube eine geringe Abflachung ihres normalerweise steilen hinteren Randes sowie eine sehr mäßige Verbreiterung mit Vergrößerung der Distanz der Mündungen der Knorpelkanäle für die Ductus endolymphatici: doch sind diese Veränderungen so geringfügig, daß sie nur bei unmittelbarem Vergleich mit einem normalen Exemplar überhaupt auffallen (Tafelfig. 4).

Fig. 1.



Im übrigen ist der Schädel vollkommen normal gebildet, ohne besondere Nerven- oder Gefäßkanäle für die Flosse. Auch der Anfang der Wirbelsäule weist nichts Besonderes auf — vielleicht wäre nur der unmittelbare Anschluß des ersten Intercalare an den dorsalen Rand des Foramen occipitale anzuführen (Tafelfig. 4). Ebenso ist Anordnung und Ausdehnung der Rückenmuskulatur auf den Schädel vollständig der Norm entsprechend. Die Flosse selbst besitzt einen rechten und linken Rand, eine obere und untere Fläche. Der rechte Rand trägt einen ziemlich scharf ausspringenden Winkel, der linke Rand ist eingerollt (Fig. 3); nach Behebung dieser Einrollung erscheint links ein ähnlicher Winkel (Textfigur 1). Der distale Rand ist durch einen Einschnitt in zwei Zipfel geteilt. Man könnte daran denken, daß die Flosse aus zwei symmetrischen Hälften zusammengesetzt sei, mit schwächerer Ausbildung der linken Hälfte, ein Eindruck, dem auch das Verhalten des Flossenskelets nicht widerspricht (s. die Textfigur).

Nach Ablösung der oberen Flossenhaut wird dieses Skelet, teils aus Knorpel, teils aus Hornstrahlen bestehend, sichtbar. Das Knorpelskelet besteht aus einem Basalstücke, auf welchem vier Strahlen aufsitzen. Von diesen liegt der kräftigste nahezu in der Mitte, während ein nur wenig schwächerer den rechten Rand bildet. Links von diesen zwei Strahlen liegen wieder zwei Strahlen, und zwar der schwächste von allen im linken Rande der Flosse. Der erste Strahl ist vollständig von dem Basalstück abgetrennt und in zwei Stücke geteilt,

der zweite am proximalen Ende mit dem Basalstücke verschmolzen, aber nahe seiner Mitte quer gegliedert; der dritte Strahl ist zwar von dem Basalstück abgegliedert, aber mit dem vierten, der kontinuierlich in das Basale übergeht, seitlich verschmolzen. Die Enden der Randstrahlen liegen in den ausspringenden Winkeln der Flossenseitenränder. Das Basalstück trägt am proximalen Ende die knorpelige Gelenkfläche und an der vorderen Fläche noch einen kleinen Höcker. Von den distalen Rändern der Strahlen verlaufen zahlreiche, untereinander im wesentlichen parallele Hornfäden bis zum freien distalen Rande der Flosse.

Wir finden, daß die Differenzierungshöhe der Strahlen vom rechten gegen den linken Rand abnimmt. Namentlich aber sind die beiden linken Strahlen hinter den beiden rechten zurückgeblieben. In Berücksichtigung dieses Umstandes können wir auch beim Skelet vielleicht von einer bilateralsymmetrischen Anlage mit Zurückbleiben der linken Hälfte sprechen. Der Einschnitt im distalen Flossenrand würde jeder Hälfte ein Strahlenpaar zuweisen.

Der Frage nach Innervierung und Muskularisierung dieser Flosse wurde bei der Präparation von vornherein besondere Aufmerksamkeit zugewendet, da von ihr aus ein Aufschluß über die Natur des Gebildes möglich erschien. Allerdings wurden hier die Erwartungen gründlich enttäuscht. Nach Durchtrennung der Haut ließ sich die Flosse ganz leicht im Zusammenhang mit einem kleinen subcutan gelegenen und caudalwärts gerichteten Bindegewebslappen von der Unterlage ablösen, wobei makroskopisch darstellbare Nerven, Gefäße oder Muskelbündel überhaupt nicht zum Vorschein kamen. Um ganz sicher zu gehen, wurde sowohl ein Streifen der Haut des proximalen Teiles der unteren Flossenfläche mit dem subcutanen Bindegewebe und dem Perichondrium als auch der anhängende Bindegewebslappen der Basis in Schnittserie untersucht. Es fanden sich aber nur ganz feine Nervenbündel, von teils ovalem Querschnitt mit Durchmesser von höchstens $63 \times 27\ \mu$, teils kreisförmigem Querschnitt bis zu $45\ \mu$ Durchmesser, also jenseits der Grenze der makroskopischen Sichtbarkeit, Nervenbündel, wie sie überall im Corium vorkommen; sie lagen teils im Corium der Flosse, teils in dem basalen Bindegewebslappen. Muskelfasern fehlten überhaupt. Die Flosse ist also muskellos und ohne eigne Nerven; die in der Haut nachweisbaren Fasern gehören zu den Hautnerven, wie sie das Integument überhaupt versorgen und stammen jedenfalls aus den benachbarten Hautnervengebieten, ohne daß man ihrem Vorkommen eine besondere morphologische Bedeutung zusprechen könnte.

Die Deutung dieses Gebildes stößt auf große Schwierigkeiten Die Flosse kann entweder dem System der unpaaren Flossen oder den paarigen Flossen zugehören.

Die Rückenflosse erstreckt sich, wenn wir von *Amphioxus* und einigen stark abgeänderten Teleostiern absehen, bei keinem recenten Wirbeltier bis auf das Cranium. Nun könnte hier aber ein Atavismus vorliegen, da die Rückenflosse zweifellos früher weiter kopfwärts gereicht hat[1]). Es ist auch ein fossiler Fisch bekannt, der auf dem Cranium ein Gebilde, das von manchen Autoren als Kopfflosse angesehen wird, trägt, nämlich *Pleuracanthus gaudryi.* Seine systematische Stellung ist noch nicht vollständig geklärt, möglicherweise gehört er zu den fossilen Selachiern. Wie sich namentlich aus den Untersuchungen von Fritsch und Reis ergibt, besaß er einen mächtigen, nach hinten umgelegten Knochenstachel, der dem Occipitalteile des Craniums wahrscheinlich durch Vermittlung eines Knorpelzapfens unbeweglich aufsaß. Spuren von Muskelansätzen weist der Stachel nicht auf. Allerdings spricht sich namentlich Reis sehr entschieden gegen die Zugehörigkeit dieses Gebildes zu den unpaaren Flossen aus, ein Standpunkt, dessen Berechtigung der letzte Untersucher dieser Frage, K. Fürbringer, nicht anerkennt, ohne aber die Frage entscheiden zu können. Keinesfalls jedoch besitzt dieser Kopfstachel irgendeine Ähnlichkeit mit der knorpeligen, gelenkig mit dem Schädel verbundenen mehrstrahligen Kopfflosse unsres Falles.

Überhaupt erscheint die Ableitung dieser letzteren von einer unpaaren Flosse nicht möglich. Selbst der Kopfstachel von *Pleuracanthus* liegt noch im occipitalen Schädelbereich, also in einer Gegend, die aus der Verschmelzung von Wirbelsegmenten mit oberen Dornen hervorgegangen ist (K. Fürbringer); unsre Flosse sitzt im Bereiche der Pars otica des Schädels, deren Segmentierung schon längst verloren gegangen ist. Ferner müßte man für sie eine Drehung um 90° mit nachfolgender Umlegung nach hinten annehmen, da ja die Strahlen nicht hinter-, sondern nebeneinander liegen. Endlich besitzt auch das Skelet selbst keinerlei Ähnlichkeit mit dem Skelet einer Rückenflosse, an der immer die antero-posteriore Verschiedenheit der Elemente deutlich ausgeprägt ist.

Es bleibt also die Auffassung der Flosse als aberrierte paarige Extremität sowie die Frage ihrer eventuellen symmetrischen Anlage

---

[1]) Den Nachweis der diesbezüglichen Literatur verdanken wir einer freundlichen Mitteilung von H. Braus, Heidelberg.

(entsprechend ihrer Stellung in der Mittellinie des Körpers) zu erörtern. Allerdings kann das Skelet nicht als direkt extremitätenähnlich bezeichnet werden; doch widerspricht anderseits die Anordnung der Elemente dieser Auffassung nicht.

Die kürzlich von Rennie publizierten zwei Fälle von accessorischen Flossen bei *Raja batis* nähern sich insofern dem hier beschriebenen, als es sich auch hier um median oder nahezu median gelagerte Flossen handelt. Allerdings finden sie sich nicht im Kopf-, sondern im Rumpfbereich, und ihre Zugehörigkeit zum System der paarigen Flossen ist kaum zu bezweifeln; in dem genauer untersuchten Falle ist sogar ein Teil der Flossenmuskulatur einer Seite auch mit der accessorischen Flosse in Verbindung. Eine der Flossen erinnert an phylogenetisch tiefer stehende Formen (Cladoselache). Als Erklärung der Abnormität denkt der Autor an das Auswachsen einer versprengten Keimzelle.

2. Mißbildung des vorderen Körperendes.

Eine sehr auffallende Mißbildung am Kopfe fand sich bei einem 14 cm langen männlichen Embryo, der noch einen Dottersack von $2^1/_2$ cm Längs- und 12 mm Querdurchmesser mit 2 cm langem Stiel besaß (Fig. 6 und 7). Von der Wurzel der vorderen Extremität an caudalwärts ist das Individuum normal gebildet. Am Rumpf und an den Flossen ist schon ziemlich reichliche Pigmentierung aufgetreten. Die Stacheln der Rückenflossen sind noch nicht durch die Haut durchgebrochen.

Unmittelbar hinter den Augen ist der Kopf sehr stark eingezogen, an den Seitenteilen etwas stärker als in dorso-ventraler Richtung. Dadurch treten die Augen sehr stark aus dem Kopfe heraus. Rostrum, Nasengruben und die Orbitalregion sind normal gestaltet.

Die Besichtigung von der Dorsalseite ergibt, daß nur ein Spritzloch, das linke, vorhanden ist; rechts fehlt jede Spur von demselben. Überhaupt scheint die Verbildung die rechte Kopfhälfte stärker betroffen zu haben als die linke, wodurch eine Knickung der Achse des Kopfes in nach rechts geöffnetem stumpfem Winkel zustande kommt; der Scheitel des Knickungswinkels liegt in der Labyrinthregion.

Stärker als an der dorsalen ist die Verbildung an der Ventralseite. Die Mundöffnung ist durch einen breiten Verbindungsstrang zwischen Ober- und Unterlippe in zwei Abschnitte zerlegt worden; diese sind gegen die Seitenflächen des Kopfes verschoben, so daß

der äußere Mundwinkel links etwa in einer Horizontalen mit der Pupille, rechts sogar noch höher, im Niveau des oberen Cornealrandes, liegt. Vor der Mundspalte, gerade in der Mitte zwischen den Augen, ragt aus der Ventralseite ein bürzelförmiger Vorsprung heraus.

Die Mundöffnungen führen in einen am Eingang sehr breiten Pharynx; eine Sonde, die in die eine Öffnung eingeführt ist, läßt sich unter der Brücke, welche die Mundöffnungen teilt, sehr leicht bei der andern Öffnung herausleiten. Caudalwärts verschmälert sich der Pharynx rasch auf die normale Breite und trägt an jeder Seite die normale Fünfzahl von respiratorischen Kiemenspalten.

Die Brücke zwischen den Mundöffnungen macht annähernd den Eindruck, den bei amnioten Wirbeltieren die durch sogenannte amniotische Stränge verursachten Mißbildungen hervorrufen; ein Beweis, daß man auch bei den letzteren für die Annahme eines solchen Stranges immer zwingende Gründe vorbringen muß. Freilich könnte man auch hier vielleicht an eine Verwachsung mit dem Fruchthof und spätere Loslösung denken. Ein direkter Beweis für eine solche, etwa eine narbige Stelle im Integument, ist aber nicht aufzufinden.

Vielleicht der auffälligste Befund an diesem Objekt ist aber die Ausbildung von Kiemen am Oberkiefer. An der linken Mundöffnung lassen sich am Oberkiefer elf sagittal gestellte Blättchen nachweisen, an der (kleineren) rechten gegen fünfzehn. Diese Kiemenblättchen sind, wie das Mikroskop zeigt, mit seitlichen kleinen Höckern, in welchen stark erweiterte Capillarschlingen liegen, besetzt. Das Epithel ist ganz niedrig, der typische Bau einer Kieme unverkennbar.

Die Unterkieferschleimhaut erscheint makroskopisch glatt; mikroskopisch lassen sich vereinzelte, jedenfalls an Zahl reduzierte, abnorm junge Zahnanlagen nachweisen.

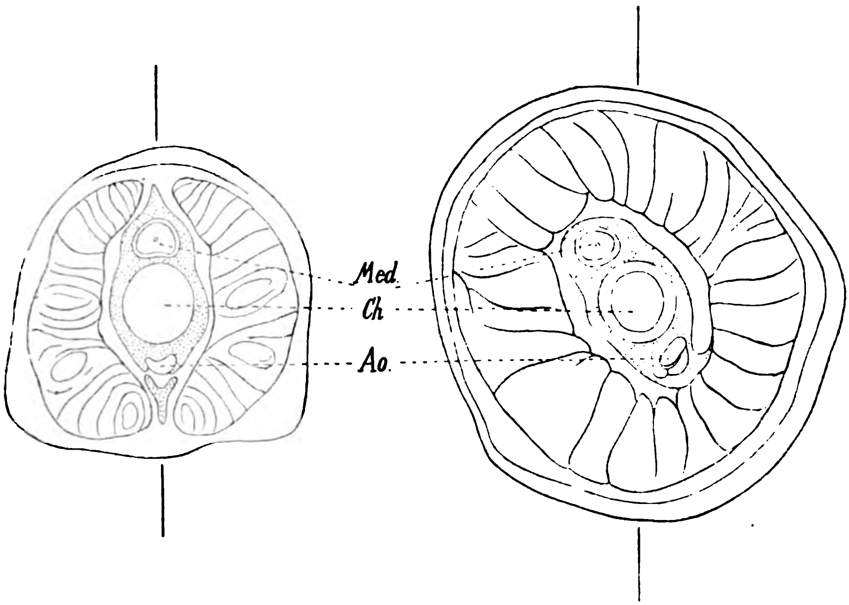
3. Mißbildung des hinteren Körperendes.

Die Mißbildung findet sich an einem relativ großen, jedenfalls schon der Geburt nahen männlichen Fötus, bei dem die Distanz von der Schnauzenspitze bis zum hinteren Rande der Afteröffnung 12 cm beträgt. Die Gesamtlänge, entlang der Krümmung gemessen, beträgt 20 cm, entspricht aber eben mit Rücksicht auf die Mißbildung des Schwanzes nicht dem Entwicklungsgrade des Tieres. Der Vergleich mit normalen Exemplaren ergibt mit Rücksicht auf die erstgenannte Zahl ungefähr 22 cm als Gesamtlänge des Tieres, normale Entwicklung vorausgesetzt (Tafel IV Fig. 5).

Das Tier besitzt noch einen ziemlich großen Dottersack (4 cm lang, $1^3/_4$ cm im Durchmesser) mit 2 cm langem Stiel. Die Dorsalseite und die proximalen drei Viertel der Brustflosse zeigen normale Pigmentierung, der freie Rand der Brustflossen und die Bauchflossen sind noch unpigmentiert. Der Stachel der ersten Rückenflosse ist noch nicht durchgebrochen.

Während Kopf und Rumpf normal gestaltet sind, beginnt ungefähr entsprechend dem hinteren Rande der Afteröffnung der mißgebildete Abschnitt; die Veränderungen sind also auf den Schwanz

Fig. 2. Fig. 3.



Querschnitt durch den Schwanz eines normalen Embryo von 19 cm Länge und durch den des verbildeten Exemplars. Vordere Schnittfläche. Die vertikalen Linien entsprechen der Sagittalebene des Rumpfes. Vergr. $7^1/_2$.

beschränkt. Hier ist vor allem der völlige Mangel von Flossen auffällig; weder die zweite Dorsalis noch die Schwanzflosse sind zur Ausbildung gelangt. Der Schwanz ist ein nahezu drehrundes, gegen die Spitze allmählich verschmälertes Gebilde, das etwas jenseits seiner Mitte in ziemlich spitzem Winkel gegen die Dorsalseite umgebogen und an seiner Spitze eingerollt ist.

Die als Leiste vortretende dorsale Mittellinie wendet sich knapp hinter der Afterregion spiralig nach links und verliert sich an der ventralen Seite. Zunächst aber bildet sie hier die linke Grenze einer

Rinne, deren rechte Grenze von einer zweiten, schwächeren Leiste gebildet wird, die in Lage und Verlauf annähernd einer normalen ventralen Mittellinie entspricht. Um das Ende dieser Leisten verläuft noch in oralwärts offenem Bogen eine dritte schwach ausgeprägte Leiste.

Der Querschnitt des Schwanzes (Textfigur 2) läßt Rückenmark, Chorda, Aorta und ein System von ungefähr radiär gestellten Längsmuskelplatten erkennen. Trotzdem unterscheidet er sich nicht unwesentlich von dem Querschnitt eines normalen Schwanzes. Vor allem ist er gegen den Rumpf gedreht, aber entgegen dem spiraligen Verlaufe der dorsalen Mittellinie in der Weise, daß seine Symmetrieebene von rechts oben nach links unten verläuft und mit der des Rumpfes einen Winkel von etwa 40° einschließt. Ferner sind die Muskeln nicht wie beim normalen Tiere zu beiden Seiten der Symmetrieebene, sondern gleichmäßig um die Achsengebilde verteilt; auch fehlt, entsprechend der rundlichen Gestalt des Schwanzes, die Abplattung der Ventralseite.

Auch die Pigmentierung des Schwanzstückes ist eine unregelmäßige. An der rechten Hälfte seiner oberen Fläche ist ein proximal gelegenes Stück und das vorwärts umgeschlagene Ende pigmentiert, links nur die über die Seitenfläche herablaufende Fortsetzung der Mittellinie und die eingerollte Spitze; im übrigen ist der Schwanz ebenso unpigmentiert wie die Bauchfläche des Tieres überhaupt.

Wir haben es hier also mit einem verkürzten, eingerollten, flossenlosen, gegen den Körper verdrehten und unvollkommen pigmentierten, rudimentären Schwanze zu tun.

4. Zwei Fälle von Duplicitas anterior.

Obwohl die beiden hier kurz zu beschreibenden Fälle vom Standpunkte der Teratologie kaum viel Besonderes bieten, so mag ihre Erwähnung doch aus zwei Gründen gerechtfertigt sein. Einmal weil sie wohl die ersten bei einem lebend gebärenden Squaliden beschriebenen sind, dann weil sie zwei ziemlich weit auseinander liegende Entwicklungsstadien fast der identischen Mißbildung sind.

Es handelt sich in beiden Fällen (Tafel IV Fig. 8—11) wieder um Embryonen. Doch entspricht der eine Fall einem ziemlich weit vorgeschrittenen Stadium; die (weibliche) Mißbildung ist etwa 14 cm lang, die äußere Körperform dementsprechend fast vollständig ausgebildet; nur ein mit dem Stiel noch etwa 4 cm langer Dottersack

und die auf einen Streifen längs der dorsalen Seite beschränkte Pigmentierung charakterisieren den Fötus. Das jüngere Exemplar ist erst etwa 26 mm lang, sitzt mit einem dünnen Stiel dem noch sehr großen (annähernd kugelförmigen) Dottersack auf, ist noch durchwegs pigmentfrei (auch in der Retina) und besitzt äußere Kiemenfäden, die erst wenige Millimeter lang sind. Der dreieckige Mund ist noch weit offen, das Spritzloch nur wenig dorsalwärts gerückt.

Die Spaltbildung ist (bei beiden Exemplaren) bis zum Ansatz des Dottersackstieles eine totale, es sind also zwei normal ausgebildete Köpfe und Kiemenkörbe vorhanden. Vom Dottersackstiel an sind die Gebilde der Ventralseite unpaar; es sind also nur zwei Extremitätenpaare, sowie eine unpaare ventrale Hälfte der Schwanzflosse vorhanden. Die Gebilde der Dorsalseite sind durchwegs verdoppelt; es sind also zwei der dorsalen Mittellinie entsprechende Kämme, zwei Paare von Rückenflossen und zwei dorsale Schwanzflossenhälften ausgebildet. Die Schwanzflosse erscheint dementsprechend dreistrahlig; die Heterocerkie gelangt nur dadurch zum Ausdruck, daß der ventrale Teil der Flosse etwa halb so lang ist wie die dorsalen.

Ein Querschnitt zwischen zweiter Dorsal- und Schwanzflosse ergibt (beim größeren Exemplar), daß Rückenmark, Chorda und Aorta verdoppelt sind. Knapp ventral von der Aorta vereinigen sich die beiden Sagittalen. An der unteren (äußeren) Seite ist die Muskulatur normal entwickelt und auch dorsaler und ventraler Abschnitt differenziert; an der oberen (inneren) Seite fehlt diese Scheidung, und die ventralen Anlagen der beiden Seiten gehen ohne deutliche Grenze ineinander über.

II.

Während die ältesten Naturaliensammler gerade Abnormitäten am eifrigsten suchten, ist später das Sammeln solcher Objekte in Mißkredit gekommen, da dieselben für die systematischen Museen nicht von Wert waren und auch selten phylogenetisches Interesse zu bieten schienen. Erst als wieder die »Entwicklungsmechanik« ihr Augenmerk auf die Ursachen der Entwicklung gerichtet hatte und es durch Experimente gelang, viele Mißbildungen nach Belieben zu erzeugen, begann auch der Anwert der in der Natur gefundenen Abnormitäten, dieser Produkte von »Naturexperimenten«, zu steigen.

Daher schien es bei der Gründung der Biologischen Versuchs-

anstalt in Wien angemessen zu sein, dieser dem entwicklungsmechanischen Experimente gewidmeten Institution ein Museum anzugliedern, in dem nicht bloß die Versuchsresultate, welche in der Anstalt selbst erzielt werden, sondern auch Präparate andrer Experimentatoren und in der Natur gefundene Mißbildungen zur dauernden Aufbewahrung und entsprechender Aufstellung gelangen könnten. Ein gewisser Grundstock war durch die älteren Präparate der Versuche von PRZIBRAM und KAMMERER gegeben, und dieser ist während der Arbeitsjahre der Anstalt namentlich auch auf botanischem Gebiete in rascher Zunahme begriffen. Soll jedoch der Zweck des »entwicklungsmechanischen Museums« voll erreicht werden, so ist die Unterstützung seitens andrer Forscher durch Zusendung von Präparaten ihrer Versuchsergebnisse und gelegentlich erhaltene Monstrositäten notwendig. WILHELM ROUX hat auf unsre Bitte hin seine Mitwirkung unter Anerkennung der Idee einer derartigen Sammlung bereits zugesagt, ebenso GUSTAV TORNIER und einige andre Entwicklungsmechaniker. Ich möchte diese Gelegenheit benutzen, um einen öffentlichen Appell zur Förderung unsres Museums durch Zuwendungen der bereits bezeichneten Gattungen von Präparaten an alle jene zu richten, die ein Interesse an unserm Forschungsgebiete besitzen und zugleich die dauernde Aufbewahrung ihrer Arbeitsresultate sich sichern wollen.

Unter den ersten Zuwendungen, welche unsrer Sammlung zufielen, befanden sich die in der vorliegenden Abhandlung beschriebenen Haifischmißbildungen, die insgesamt Prof. K. CORI als Leiter der k. k. zoologischen Station zu Triest zu sammeln Gelegenheit hatte. Für die liebenswürdige Widmung des Materials bringen wir hiermit unsre Dankbarkeit zum Ausdrucke.

Die vorstehende deskriptive Behandlung der Haifischmißbildungen bildet also gewissermaßen den Anfang zu einem Kataloge der Sammlung. Wenn ich noch mit einigen Worten auf die Bedeutung der Präparate für entwicklungsmechanische Probleme eingehe, so geschieht dies, um die innigen Beziehungen solcher teratologischen Befunde zur theoretischen und experimentellen Formbildungslehre darzutun.

Abweichungen von der normalen Beschaffenheit einer Art können sich entweder auf die Wiederholung eines sonst auch vorhandenen Merkmals in zu großer oder zu geringer Anzahl oder an ungehörigem Orte beziehen, was von BATESON als »meristische Variation« bezeichnet wurde, oder in dem Neuauftreten von Merkmalen, die überhaupt

nicht am Körper der betreffenden Tierart für gewöhnlich beobachtet werden, die »substantive Variation« BATESONS.

Nach der Zeit der Erwerbung des abweichenden Charakters kann derselbe entweder als spontane Keimesvariation vom Tiere selbst oder als ein erworbener bezeichnet werden.

Diese letztere Unterscheidung ist nur mit Sicherheit zu treffen, wo es sich um Experimente handelt, nicht aber, wenn es sich, wie bei unsern Haifischen, um Naturfunde handelt. Dann sind wir auf die Vergleichung mit analogen Mißbildungen angewiesen, deren ursächlicher Zusammenhang durch Versuche ermittelt werden konnte.

Bei weitem die häufigsten Erwerbungen, welche sich infolge ihrer starken Abweichung von der Norm dem Variations-Forscher aufdrängen, sind direkt oder indirekt auf Regeneration zurückzuführen. So auch die größte Anzahl der von BATESON als »meristische Variation« bezeichneten Fälle, die dieser Forscher ursprünglich als spontane »diskontinuierliche Variation« aufzufassen suchte, gegenwärtig aber (wie er mir mündlich mitgeteilt hat) als Regenerationen anzuerkennen geneigt ist.

Die Regenerate können von der normalen Gestalt des betreffenden Körperteiles darin abweichen, daß sie unvollständig denselben nachgebildet haben (Defektbildungen), oder daß sie infolge des Vorhandenseins mehrerer Wundstellen mehrfache Bildungen hervorgebracht haben oder endlich einen andern als den früher bestandenen Teil an dessen Stelle gesetzt haben (Heteromorphose).

Neben der Regeneration kommen als Erklärungen erworbener Charaktere Hemmung vor erstmaliger Differenzierung des betreffenden Teiles, Spaltung vor erstmaliger Entwicklung und Verschmelzungen in Betracht. Oft wird es sich um eine Kombination von mehreren dieser Ursachen handeln.

1) Die accessorische Flosse im Kopfbereich erinnert an andre Fälle, in denen an einer Stelle des Körpers eine Gliedmaße wächst, die weder normalerweise daselbst stehen sollte, noch aber (wie bei den Heteromorphosen) ein andres, dafür fehlendes Glied ersetzt. Solche Fälle sind selten; es lassen sich anführen: *Carcinus maenas*, Taschenkrebs mit einem rechten Schreitbein an dem normalerweise beinlosen sechsten Abdominalsegmente auf der linken Seite herauswachsend (beschrieben von BETHE, s. Lit.); *Dilophus tibialis*, eine Mücke, Antenne auf dem Coxalgliede eines Vorderbeines wachsend (beschrieben von WHEELER, s. Lit.). WHEELER nennt diese Art der

Wiederholung eines an einer andern Stelle stehenden Organs im Gegensatz zu der Homöosis (BATESON), bei der Substitution eines Gliedes durch ein andres stattfindet, adventive Homöosis (englisch: »redundant or adventitious«). Unter den Wirbeltieren sind ganz analoge Fälle bisher nicht bekannt gewesen, doch glaube ich, daß die Ursache hiervon in der allgemein (z. B. auch von BETHE in seiner *Carcinus*-Arbeit) gemachten Annahme beruht, jene oft auftretenden Mißgeburten, bei denen meist aus dem Halse ein Extremitätenpaar hervorwächst, seien als Überreste von zwei miteinander verschmolzenen Embryonen zu betrachten, von denen einer den andern bis auf das übrigbleibende Extremitätenpaar »aufgezehrt« habe. Solche Bildungen habe ich an Kalb und Ziege in einer Schaubude lebend zu sehen Gelegenheit gehabt. Es ist mir aufgefallen, daß zwischen den spiegelbildlich sich ergänzenden Extremitäten ein zwischengeschaltetes Stück der Wirbelsäule zu fehlen scheint, so daß die Schultergürtelstücke der beiden Extremitäten direkt miteinander verwachsen sind. Das stimmt nun mit der Annahme eines »Überrestes von einem zweiten Tiere« nicht überein. Hingegen sind die Symmetrieverhältnisse in Übereinstimmung mit dem »BATESONschen Gesetz«, das für überzählige Bildungen, die am Organ-richtigen Orte stehen, namentlich bei den »Dreifachbildungen« gilt. Da nun die letzteren, wie namentlich aus den analytischen und experimentellen Untersuchungen von TORNIER hervorgeht, aus Brüchen mit nachfolgender Regeneration aus beiden klaffenden Wundflächen abzuleiten sind, so liegt es nahe an einen ähnlichen Ursprung für die »verdoppelten Wirbeltierextremitäten« zu denken. In der Tat kenne ich aus eigner Anschauung einen Fall, wo ein symmetrisches Beinpaar auf dem rechten Schulterblatte eines Stieres so aufsaß, daß es die Bedingungen für die Ableitung aus einem Bruche des Schultergürtels (im Embryonalleben) mit nachfolgender Superregeneration ebenso genau erfüllt, wie der von TORNIER beschriebene Frosch mit ähnlicher Mißbildung. Für die nicht am richtigen Orte stehenden Zusatzglieder wird natürlich eine vollkommene Absprengung eines entsprechenden Stückes aus der Embryonalanlage des betreffenden Organs anzunehmen sein. Dasselbe enthält das zu der Entwicklung des betreffenden Gliedes notwendige: es hängt jedoch von der Lage seiner freien Flächen ab, ob es sich nur zum einzelnen Gliede oder zu einem symmetrischen Paar selbst weiter differenziert. Die Möglichkeit der Weiterentwicklung völlig abgesprengter und an fremde Körperstellen verpflanzter Anlagen ist ja durch die Versuche von BORN, CRAMPTON und namentlich

Braus sichergestellt; das oftmalige Entstehen mehrfacher Bildungen mit sekundären Symmetrieverhältnissen ist besonders aus der neuesten Publikation Torniers über experimentell erzeugte mehrbeinige Kröten klar ersichtlich: insbesondere hat Braus direkt bei seinen Versuchen das Auftreten accessorischer Spiegelbilder zu einer einfachen implantierten Extremität öfters beobachtet; es erübrigt also nur noch der experimentelle Nachweis, daß dies gerade in jenen Fällen stattfindet, in denen der centrale Stumpf der exstierpierten Anlage nicht voll anwuchs, sondern eine freie Fläche übrig ließ, aus der das spiegelbildliche Regenerat wuchs[1]). Wenden wir die durch viele Tatsachen gestützte Hypothese auf die Kopfflosse des Haifisches an, so werden wir dieselbe als eine, ursprünglich den Brustflossen angehörige, versprengte Anlage aufzufassen haben, die infolge ihrer Stellung in der Mittellinie des Körpers nach beiden Seiten gleichberechtigte freie Flächen aufwies und daher sich mit sekundärer Symmetrie entwickelte. Zu welcher Zeit die Versprengung stattfand, läßt sich schwer sagen; doch ist eine vor der Bildung der Anlage der Vorderextremität erfolgte Verteilung kaum wahrscheinlich, weil auf frühen Stadien den Embryonalzellen der Fische ein starkes Regulationsvermögen (nach den Versuchen namentlich von Morgan und Sommer) innewohnt, daher wohl eine anderweitige Verwendung anstatt der Selbstdifferenzierung zur Flosse stattgefunden hätte.

Einen Beweis dafür, daß von vornherein eine ungleiche Kernaufteilung stattfindet, wie Bethe aus dem von ihm beschriebenen *Carcinus* folgert, kann ich also in den adventiven Homöosisfällen nicht erblicken, da die Versprengung der Anlage sehr gut erst spät stattgefunden haben kann, da eben bereits die Zellen ihre Totipotenz eingebüßt hatten. Ja, bei der hohen Regenerationskraft der Crustaceen ist es nicht ausgeschlossen, daß die Bethesche Krabbe überhaupt postembryonal die Verletzung erlitt, bei der die »Autotransplantation« der versprengten Anlage stattfand. Diese Frage ist experimentell zugänglich und ebenso die weitere, ob in der Mittellinie des Körpers implantierte Anlagestücke sekundäre Symmetrie

[1]) Das Fehlen des Nerven in den »accessorischen« Spiegelbildgliedmaßen deute ich als die Unfähigkeit des peripheren Nerven, centralwärts ein neues Nervenende zu regenerieren. Es wäre interessant nachzusehen, ob von den bei natürlichen und durch Brüche entstandenen Monstren (z. B. den angeführten Fällen von *Bos*) vorkommenden überzähligen spiegelbildlichen Extremitäten nicht die eine nervenlos ist. Unser Fall beim Haifisch ist wegen der rudimentären Ausbildung der accessorischen Flosse trotz des Fehlens der Nerven für die Erörterung dieser Frage nicht verwendbar.

annehmen; daher besitzt unsre Hypothese jedenfalls einen gewissen heuristischen Wert. Was noch den Weg anbelangt, den das abgesprengte Stück zu seiner neuen Lage machen mußte, so ist zu bedenken, daß im Embryo die relative Lage der verschiedenen Teile von dem im entwickelten Tiere eine verschiedene ist[1]).

2) Die »Mißbildung des vorderen Körperendes« ist als eine richtige »substitutionelle« Homöosis zu bezeichnen, indem im Oberkiefer an Stelle der Zahnanlage eine Kiemenanlage sich entwickelt hat; wenn es sich um Regeneration handeln würde, so wäre der Ausdruck »Heteromorphose« am Platze. Die sonstigen von der Norm abweichenden Gestaltungen lassen eine mechanische Einwirkung auf einem Stadium wahrscheinlich erscheinen, auf dem bereits der Kopf sich differenziert hatte. Es läßt sich nicht entscheiden, ob etwa nach erstmaliger Vernichtung der Zahnanlage (und des zugehörigen Nerven?) die Kiemenanlage hierfür eingesprungen ist, oder ob primär sich etwas Falsches entwickelt hat. So unwahrscheinlich die erste Alternative erscheinen mag, so würde sie doch ihre Parallele in der von Herbst beobachteten heteromorphotischen Regeneration einer Antenne an Stelle eines mit dem Ganglion entfernten Krebsauges finden. Ähnliche, jedoch noch nicht experimentell analysierte Fälle liegen beim Taschenkrebs *Cancer pagurus* (Schere an Stelle eines Maxillipeds) und bei *Cimbex axillaris*, einer Blattwespe (Fuß an Stelle der Endkeule eines Fühlers) vor (vgl. Bateson).

Vielleicht ist jedoch das Fehlen des Spritzloches der linken Seite so zu deuten, daß eine Verschmelzung desselben mit der Mundöffnung stattgefunden hat und dabei die Kiemenanlage auf den Oberkiefer übergegangen ist: wir hätten dann statt von einer Homöosis von einer Verdrängung zu sprechen.

3) Die »Mißbildung des hinteren Körperendes« ist jedenfalls als eine Defektbildung anzusehen; sie könnte jedoch entweder einer

[1]) Es sei z. B. an die zusammengekrümmte Lage des Embryos bei den Amnioten und Insekten erinnert. So wird die von Wheeler beschriebene Mißbildung von *Dilophus tibialis* möglicherweise auf eine Keimversprengung einer Antennenanlage auf das Bein zurückgeführt werden dürfen, wenn man bedenkt, daß der im Ei abwärts gekrümmte Kopf den Fühlerursprung ganz nahe an die Coxa des Vorderbeines heranzieht. Die bedeutendere Größe der accessorischen Antenne erkläre ich mir aus ihrer Stellung an einem Gliede, das einen viel stärkeren Blutstrom empfängt. Vielleicht hängt hiermit auch die größere Dehnung der Glieder zusammen, die Wheeler als atavistisches Merkmal auffaßt.

primären Hemmungsbildung oder einer defektiven Regeneration nach Verlust des Hinterendes ihren Ursprung verdanken. Die Regeneration des Hinterendes ist bei Fischen mehrfach nachgewiesen; da selbst bei höherstehenden Fischen die Schwanzflosse selbst regeneriert wird, so könnte es Wunder nehmen, daß dieselbe nicht bei dem niederen Selachier und noch dazu im embryonalen Zustande zur Ausbildung gelangte, wenn es sich um Regeneration handeln soll. Dem gegenüber kann jedoch auf die von NUSBAUM und SIDORIAK erzielte Regeneration eines kegelförmigen Vorwachsstückes bei jungen, noch mit dem Dottersacke versehenen Bachforellenembryonen (*Salmo fario*) hingewiesen werden, denen größere Partien des Hinterleibes abgeschnitten worden waren. Da nun bei unserm Haifische die Mißbildung bereits »ungefähr entsprechend dem hinteren Rande der Afteröffnung« beginnt, so würde von hier aus, und nicht erst von dem Beginn der Schwanzflosse aus das Regenerat zu rechnen sein. Entsprechende Operationen zur Entscheidung dieser Frage könnten wohl an jenen Haifischen, die Eier legen, ausgeführt werden.

4) Die »zwei Fälle von Duplicitas anterior« reihen sich der großen Anzahl ähnlicher Fälle an, die unter den Knochenfischen beobachtet werden (vgl. SCHMITT), und auch sonst bei den Wirbeltieren, z. B. Schlangen, Schildkröten, Möwen, Rehen, Kälbern, Menschen und Wirbellosen, wie Ringelwürmern, Hummern usf. auftreten. Es liegen vier Erklärungsmöglichkeiten vor: a) zwei Embryonen haben sich von vornherein zu entwickeln begonnen und sind mit den Schwanzenden immer mehr zusammengewachsen, b) zwei Embryonen sind nachträglich so verschmolzen, daß ihre Vorderhälften in einem bestimmten Symmetrieverhältnis frei blieben, c) es hat sich bloß ein Embryo entwickelt, der in seinem Vorderende infolge Trennung der Furchungszellen doppelt wurde, d) ein bereits entwickelter Embryo hat eine derartige Verletzung erfahren, daß es in der vorderen Hälfte zur regenerativen Bildung eines zweiten Vorderendes oder der innen liegenden Ergänzungshälften des symmetrisch durchtrennten Vorderendes kam. Nach den Ergebnissen der experimentellen Morphologie können wohl alle vier Fälle als möglich betrachtet werden; gegen den zweiten spricht jedoch die nicht übernormale Größe der Haifischdoppelembryonen. Die meiste Wahrscheinlichkeit scheint mir der dritte Fall zu besitzen: hierzu passen die von BATAILLON (Tab. V Fig. 34) an *Petromyzon*-Eiern künstlich (durch Veränderung des osmotischen Druckes) erhaltenen Doppelbildungen. Der erste Fall, den

Jan Tur nach Messungen an zahlreichen jungen Embryonen verschiedener Tierklassen für den in der Natur häufigsten hält, weil selbst jede von zwei angelegten Primitivrinnen die volle Größe zu besitzen pflegt, würde uns abermals vor die Frage stellen, ob die zwei Anlagen einer Sonderung im noch ungefurchten Ei oder der Beteiligung mit mehr Kernen, also einer der Verschmelzung analogen Erscheinung, ihre erste Entstehung verdanken. Die vierte Möglichkeit bietet das interessante Problem, bis zu welchem Alter noch der längsgespaltene Haifischembryo den verlorenen Teil zu ergänzen imstande wäre.

Können wir also noch keine definitiven Antworten auf die Frage nach der Entstehung unsrer verschiedenen Haifischmißbildungen geben, so ist doch ein weites Arbeitsfeld für die Anwendung der experimentellen Methode gegeben, und der große heuristische Wert der Mißbildungen rechtfertigt wohl schon genügend die Veröffentlichung an dieser Stelle.

Literaturverzeichnis.

Bataillon, E., La pression osmotique et les grands problèmes de la Biologie. Archiv f. Entw.-Mech. XI. 1901. Taf. V. S. 149—184.

Bateson, W., Materials for the Study of Variation. London, Macmillan, 1894.

Bethe, A., Ein Carcinus maenas (Taschenkrebs) mit einem rechten Schreitbein an der linken Seite des Abdomens. Archiv f. Entw.-Mech. III. 1896. Taf. XVIII. S. 301—316.

Braus, H., Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwicklung peripherer Nerven. Anat. Anz. XXVI. 1905. 15 Fig. S. 433—479.

Brongniart, Ch., Sur un nouveau poisson fossile du terrain houiller de Commentry (Allier), Pleuracanthus gaudryi. Bull. Soc. géol. France. 1888. Sér. 3. T. XVI. (Im Original nicht zugänglich.)

Döderlein, L., Das Skelet von Pleuracanthus. Zool. Anz. XII. 1889.

Fürbringer, K., Beiträge zur Morphologie des Skelets der Dipnoër nebst Bemerkungen über Pleuracanthiden, Holocephalen und Squaliden. Semons Zoolog. Forschungsreisen. Bd. I. Lief. IV. Jena 1904.

Morgan, T. H., Further experiments on the Regeneration of the Tail of Fishes. Archiv f. Entw.-Mech. XIV. 1902. 52 Fig. S. 539—589. (Lit.)

Nusbaum, J., und S. Sidoriak, Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge nach künstlichen Verletzungen bei älteren Bachforellenembryonen. Archiv f. Entw.-Mech. X. 1900. S. 646—684.

Nusbaum, J., Zur Kenntnis der Heteromorphosen bei der Regeneration der älteren Forellenembryonen. Anat. Anz. XXII. 1903. S. 358.

Reis, O. M., Das Skelet der Pleuracanthiden u. ihre systematischen Beziehungen. Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges. Bd. XX. 1903.

RENNIE, T., Accessory fins in Raia batis. Anat. Anz. XXVIII. 1906.
SCHMITT, F., Systematische Darstellung der Doppelembryonen der Salmoniden. Archiv f. Entw.-Mech. XIII. 1902. Taf. I. S. 34—134. (Lit.)
SUMNER, F. B., A Study of Early Fish Development. Experimental a. Morphological. Archiv f. Entw.-Mech. XVII. 1904. S. 92—149. (Lit.)
TORNIER, G., An Knoblauchskröten experimentell entstandene überzählige Hintergliedmaßen. Archiv f. Entw.-Mech. XX. 1905. 46 Fig. S. 76—124.
TUR, JAN, Contributions à la Théorie des Polygénèses. Compt. rend. séances Soc. de Biologie. 23. I. 1904. T. LVI. p. 108—110.
WHEELER, W. M., An Antenniform Extra Appendage in Dilophus tibialis Loew. Archiv f. Entw.-Mech. III. 1896. Taf. XVI. S. 262—268.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IV.

Fig. 1. Rückansicht des Exemplars mit der Kopfflosse. $^1/_3$ nat. Gr.

Fig. 2. Seitenansicht desselben. Über $^1/_2$ nat. Gr.

Fig. 3. Anheftung der Kopfflosse am hinteren Rand der Parietalgrube und Flossenskelet nach Wegnahme des oberen Flossenintegumcnts und Zurücklegung der angrenzenden Schädelhaut. Vor der Flosse das Ende der Ductus endolymphatici. Etwa $^3/_4$ nat. Gr.

Fig. 4. Parietalgrube nach Wegnahme der Kopfflosse und Anfang der Wirbelsäule. Unter die Kiemennerven ist ein schwarzes Stäbchen eingeschoben.

Fig. 5. Individuum mit mißgebildetem Schwanz. Die vertikale Linie etwa in der Mitte des Schwanzes entspricht der Stelle des abgebildeten Querschnittes. Etwa $^1/_2$ nat. Gr.

Fig. 6 und 7. Ventral- und linke Seitenansicht des Exemplars mit mißgebildetem Kopf. Etwa $^5/_6$ nat. Gr.

Fig. 8 und 9. Dorsal- und Ventralansicht der größeren Doppelmißbildung. Etwa $^2/_3$ nat. Gr.

Fig. 10. Die kleinere Doppelbildung. Vergr. 3.

Fig. 11. Dieselbe in natürlicher Größe.

Vorversuche zur Biologie von Hydra.

Von

Jovan Hadži.

(Aus der Biologischen Versuchsanstalt in Wien.)

Mit 7 Figuren im Text.

Eingegangen am 24. Mai 1906.

Die vorliegende Abhandlung enthält die Vorversuche zu einer experimentellen Biologie der Süßwasserpolypen unter besonderer Berücksichtigung des Verhältnisses von *Hydra viridis* zu den Zoochlorellen. Wegen äußerlicher Umstände ist es mir unmöglich gewesen die Versuche zu vollenden und weil ich voraussichtlich auch nicht so bald wieder dazu kommen werde, sie fortzusetzen, sich jedoch bereits einige interessante Resultate ergeben haben, so habe ich mich entschlossen diese schon jetzt zu publizieren.

Seit dem Jahre 1882 (G. Entz, K. Brandt) ist es bekannt, daß die grüne Farbe vieler niederen Tiere, auch von *Hydra viridis*, durch die Confervinee *Zoochlorella conductrix*[1]) (Brandt) (*Chlorella c.* Beijerinck) verursacht wird. Viele Autoren (E. Ray Lankester, P. Geddes, W. Marshall) behaupteten doch noch weiter, daß die grüne Farbe tierischen Ursprungs sei. Nach der Analogie mit den Flechten hat man dieses Zusammenleben der *Hydra* und *Zoochlorella*: Konsortialverhältnis (Entz), Symbiose (Brandt) genannt.

Es steht außer Zweifel, daß *Zoochlorella* alles, was sie zum Lebensunterhalt braucht, von *Hydra* direkt, oder durch ihre Vermittlung bezieht. Sie wohnt gleich einem Parasiten in den großen Entodermzellen der grünen Hydra. In andern Zellen kann sie nicht existieren. Beim Wandern der Zoochlorellen in das Ei der *Hydra* gelangen oft einige derselben in die Ectodermzellen; sie werden immer bleicher, gehen ein und werden ausgestoßen.

[1]) Brandt hat in seinem zweiten Artikel diesen Namen zurückgezogen, nachdem Entz bewiesen zu haben glaubte, daß diese grünen Körper bloß Ruhezustände verschiedener Algen sind.

Um jeden Zweifel zu beseitigen, ob die grüne Farbe von *Zoochlorella* wirklich chlorophyll ist, untersuchte ich den grünen Farbstoff der *Zoochlorella* auf folgende Weise: Eine große Anzahl gut ausgewachsener Hydren setzte ich in eine kleine Epronvette, goß 95%igen Alkohol auf und ließ dieselbe etwa 20 Stunden im Dunklen stehen. Zugleich machte ich einen alkoholischen Extrakt von *Fagus sylvatica*-Blättern. Beide Extrakte stellte ich nacheinander vor das Spektroskop und konnte vergleichend die größte Übereinstimmung der Spektra konstatieren.

Die Zoochlorellen scheiden bei der Assimilation Sauerstoff aus; ganze Gasblasen von den grünen Hydren aufsteigen, sah ich nie. Blomfield (nach E. Ray Lankester, 1882, und Brandt, 1883) hat in der Gasausscheidung von *H. viridis* 33,3% Sauerstoff nachgewiesen.

Um die Bedeutung des von Zoochlorellen ausgeschiedenen Sauerstoffs für die *Hydra* zu prüfen, stellte ich folgenden Versuch an: Vier gleiche Glasgefäße wurden mit Wasser, demselben Becken entnommen, in welchem die Hydren vorher lebten, gefüllt. In zwei Gläser setzte ich je fünf Stück von *Hydra viridis*; in andre zwei je fünf Stück von *Hydra fusca*. Ein Glas mit *H. viridis* und eines mit *H. fusca* stellte ich als Kontrollversuch auf eine für die Tiere günstig belichtete Stelle; andre zwei Gläser stellte ich unter den Recipienten der Luftpumpe, welche am Lichte stand. Durch Auspumpen der Luft wurde der Druck so weit erniedrigt, daß der größte Teil der Luft aus dem Wasser, in welchem sich die Tiere befanden, austrat. Durch das Schütteln gereizt zogen sich die Tiere zusammen; nachdem das Pumpen aufgehört hatte, streckten sie sich wieder. Jetzt wurde durch Einlassen von Kohlendioxydgas der Druck mit dem äußeren ausgeglichen. Nach etwa zwei Stunden zogen sich die *H. fusca* zusammen und lösten sich von der Unterlage, *Hydra viridis* dagegen verhielten sich von früh nachmittag bis zum Abend normal, bewegten sich aber sehr wenig; in der Frühe waren alle zusammengezogen. Nachmittag nahm ich alle heraus: die grünen erholten sich, nachdem ich das Wasser gewechselt hatte, die grauen waren tot. Die als Kontrollversuch aufgestellten waren lebendig und munter. Unter diesen ungewöhnlichen Umständen zeigte sich also *Hydra viridis* widerstandsfähiger. Im Gegenteil dazu gehen die grünen Hydren im schlechten Wasser eher zugrunde als die braunen. Das beobachtete auch Brandt bei andern »Phytozoen«; Engelmann sagt für *Zoochlorella*-haltiges *Paramaecium* und *Vorticella*, »daß sie an größere Sauerstoffmenge angepaßt sind«. In mittels Durchlüftung-

frisch gehaltenem Wasser leben die grünen Hydren auch im Dunklen sehr lang; ich hielt sie über 6 Wochen.

Um die angebliche Rolle der Zoochlorellen bei der Ernährung der grünen Hydren festzustellen, beobachtete ich die Lebens- und Ernährungsweise aufs genaueste. *Hydra viridis* ernährt sich stets von animalischer Kost und zwar mit Vorliebe mit kleinen Krebsen; je mehr sie fangen kann, desto mehr verschluckt sie, die überschüssige assimilierte Substanz wird durch Bildung von Knospen verbraucht. Wenn man sie hungern ließ, dann helfen ihr die Zoochlorellen gar nicht; sie lebt zwar sehr lange, zehrt aber von eigner Substanz: zuerst die Arme, dann den Leib bis sie zur Größe und Form ihres eignen Eies sinkt; die Zoochlorellen, inwieweit sie Platz haben, bleiben in den Entodermzellen, die überschüssigen werden ausgestoßen. Zu ähnlichem Resultate kam L. v. Graff, 1884. Bbandt, 1881, Entz, 1881, Geddes (nach Hamann), E. Ray Lankester, 1882, behaupteten die *Hydra* ernährt sich, wenn es ihr notwendig ist, von Zoochlorellen, teils direkt, teils durch die von Zoochlorellen gebildete Stärke. Niemand wies in den Entodermzellen von *Hydra viridis* freie oder gelöste Stärke nach. Es ist ein Irrtum, wenn man die rötlichen Körner in den Entodermzellen mit den Zoochlorellen in genetische Beziehungen bringt; das sind sicher nur Excretkörner, was auch Greenwood nachgewiesen hat. Selbst die durchschnittliche Größe der *Hydra* hängt von der Größe der alltäglichen Nahrungstiere (Futtertiere) ab. Grüne (wie die nichtgrünen) Hydren, welche sich von Daphnien ernähren, sind selbst fünfmal so groß, wie diejenigen, die sich von *Noteus* (Rotatorium) ernähren, in der Mitte stehen diejenigen, die sich von *Cypris* ernähren. Wenn man die *Hydra*, welche sich von *Cypris* ernährt, allmählich an größere Nahrung (Daphnien) gewöhnt, so wächst sie an bis zu einer gewissen Größe und bleibt konstant, solange sie dieselbe Nahrung bekommt. In entgegengesetzter Richtung gelingt es auch *Hydra* zu verkleinern.

Gegen die Stärke zeigt *Hydra* eine besondere Abneigung, willig nimmt sie dieselbe nicht zu sich. Nachdem sie längere Zeit fastete injizierte ich in den Gastralraum Stärkekörner (käufliche). Den nächsten Tag fand ich einige ganz intakt im Gastralraume liegen (die meisten wurden ausgeworfen). Auch durch Kochen isolierte Kartoffelzellen wurden nicht verdaut. In einem einzigen Falle nahm eine gefräßige braune *Hydra* eine Kartoffelzelle zu sich, stieß sie aber bald aus. Wenn sich die Zoochlorellen sehr stark vermehren, so werden die überschüssigen, ebenso wie die Excretkörner ausgestoßen, weil

sie einen zu großen Druck auf die äußeren Zellwände ausüben. Nach GREENWOOD, was ich durch eigne Beobachtung nur bestätigen kann, verdauen die Hydren nicht ganz intracellulär, wie das früher allgemein angenommen wurde (METSCHNIKOFF für Cölenteraten; siehe auch KRUKENBERG, CHAPEAUX). Nach einer Vorverdauung im Gastralraum (Eiweißzellen) werden die Nahrungspartikelchen mittels Pseudopodien von den Nährzellen eingenommen und verdaut. Die injizierten Zoochlorellen werden weder von der Vorverdauungsflüssigkeit angegriffen noch von Nährzellen eingenommen. Ich injizierte in den Gastralraum einer *H. viridis* mittels einer Capillarröhre rote Blutkörperchen von einer Kröte. Nach kurzer Zeit untersuchte ich das Innere dieser *Hydra* und fand, daß die Blutkörperchen nicht in die Entodermzellen eingenommen wurden, sondern stark angegriffen in der Gastralraumflüssigkeit sich befanden: farblos, die Konturen schwer sichtbar, dagegen der Kern wohl zu sehen. Nach allem scheint es sehr unwahrscheinlich zu sein, daß die Zoochlorellen von *Hydra* verdaut werden, und was die Hauptsache ist: beobachtet hat es niemand. L. v. GRAFF, 1884, hat also vollkommen recht, wenn er sagt: »Die Algen oder Pseudochlorophyllkörper der *Hydra* haben keinerlei Bedeutung für die Ernährung derselben.«

Zoochlorella hängt an *Hydra* so fest, daß es bisher durch keinen Eingriff, weder chemischer noch physikalischer Natur, gelungen ist *Hydra* von ihren Symbionten zu befreien. Im Dunklen kann man *Hydra* sehr lange halten, die Zoochlorellen verbleiben und überleben sie noch um kurze Zeit. Ich setzte ganz junge, eben ausgeschlüpfte Hydren ins Dunkle; die Algen erhielten sich doch. In jedem Falle gingen früher die Hydren ein, als die Zoochlorellen.

Es scheint die *Zoochlorella* an dieses Leben in der Zelle weit (wenn auch nicht so weit, wie bei Turbellarien, siehe HABERLANDT) angepaßt zu sein, da wir nicht imstande sind, sie außerhalb der *Hydra* zu üppigem Leben zu bringen. Die Verhältnisse, unter welchen sie im Tiere lebt, sind kompliziert und größtenteils unbekannt, daher ist es schwer sie künstlich nachzumachen. Von allen vielen Substraten, mit welchen ich versuchte eine Kultur von *Zoochlorella conductrix* anzulegen, bewährte sich noch am besten ein dünnflüssiges Agar-Agar-Präparat, das auf Objektträger gegossen mit den isolierten Algen in eine lichte Glasfeuchtkammer gestellt wurde. Anfangs vermehrten sich die Algen sogar, nach einiger Zeit (2—3 Wochen) zeigten sich schon Degenerationszeichen, nach 6 Wochen zerfielen sie ganz. BEIJERINCK versuchte es auch, es gelang ihm aber nicht; später

erwähnt er in einer Bemerkung, daß es ihm doch gelungen sei ein Substrat zu finden, sagt jedoch nicht, von was für einer Zusammensetzung es sei. FAMINTZIN ist es gelungen die Zoochlorellen aus *Paramaecium* am anorganischen Substrat zu kultivieren. Ebensowenig gelang es je eine nicht grüne *Hydra* zu infizieren, weder durch Injektion (mittels einer Capillarröhre mit gleichzeitiger Verletzung des Entoderms) noch durch Transplantation, obwohl eine *H. fusca* mit einer *H. viridis* über 2 Stunden verwachsen war (WETZEL gelang es, dieselben 2 Tage zusammenzuhalten, die Algen gingen doch nicht über). Bei Protozoen gelang es mehrmals (W. SCHEWIAKOFF, G. KESSLER, S. PROWAZEK usw.). Dabei muß hervorgehoben werden, daß es mehrere Arten von intracellular lebenden Zoochlorellen gibt, die sich verschieden weit an intracellulares Leben angepaßt haben. (BRANDT, 1882, hat zwei Arten beschrieben: *Z. conductrix* und *Z. parasitica*, jene von HABERLANDT beschriebene, in *Turbellaria acoela* lebende membranlose ist von diesen beiden verschieden, BEIJERINCK *Chl. infusionum.*)

Die auf beide Vermehrungsarten entstandenen Individuen (Personen) von *Hydra viridis* sind schon mit Zoochlorellen infiziert. Wie die Zoochlorellen zum erstenmal in die *Hydra* gekommen sind, wissen wir nicht. MÖBIUS meint, sie sind passiv »aufgenommen« worden, NUSSBAUM, daß sie vielleicht eingewandert seien. Wenn die Behauptung A. LANGS, daß die Knospen bei *Hydra* nur aus Ectoderm entstehen, richtig wäre, so müßten die Zoochlorellen ebenso wie in das Ei, auch in das Ectoderm einwandern. Wie es mir gelungen ist dieses Einwandern in das Ei zu verhindern (worüber später), so müßte es auf dieselbe Weise auch bei der Knospe gelingen; das ist aber nicht der Fall. Ich untersuchte die Knospung auch histologisch an in FLEMMINGscher Lösung fixierten Tieren, und mit Hämatoxylin gefärbten Schnitten; nach dem Tatbestande kann ich nur die Beobachtung BRAEMS bestätigen, wonach die Knospe aus beiden Leibwänden ihren Ursprung nimmt. Das Entoderm verdickt sich bedeutend unter Zellvermehrung und Zoochlorellen-Anhäufung. Mit der Vermehrung der Zellen geht auch die Vermehrung der Zoochlorellen Hand in Hand, wie BEIJERINCK sagt: »rhythmisch«.

Das Einwandern der Zoochlorellen in das unreife Ei von *Hydra viridis* hat zuerst HAMANN [1]) beschrieben, darin gibt sich ganz besonders die Anpassung der Alge an das Tier kund. Die Gemmulae von

---

[1]) KLEINENBERG beobachtete die Zoochlorellen im Ei von *H. viridis* vie früher, meinte aber, daß sie aus Leucoplasten entstehen wie bei Pflanzen.

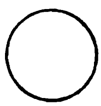
Spongilla sind frei von Algen (BEIJERINCK), die von *Vortex helluo* = *viridis* M. Schultze auch (SEKERA, HABERLANDT, GEORGÉVITCH), ebenso die Eier von *Convoluta roscoffensis* (KEEBLE und GAMBLE).

Demnach scheint *Hydra* das einzige Metazoon zu sein, bei welchem die Zoochlorellen schon in das Ei eindringen. Dieser Umstand mußte einen Fingerzeig dafür abgeben, daß auf diesem Stadium bereits mit den Versuchen zu beginnen sei.

Grüne Hydren, bei welchen das Ovarium eben sichtbar geworden war, setzte ich in ein mit Durchlüftung versehenes Gefäß (mit Wasser aus dem Aquarium, in welchem die Hydren lebten) und dieses stellte ich unter eine lichtdichte Pappschachtel. Die Eier wuchsen viel langsamer (wegen Lichtmangel, F. REINKE) als unter normalen Verhältnissen, blieben dabei ganz algenlos weiß. Um zu sehen, ob der Lichtmangel an sich oder das chemisch nicht wirksame Licht denselben Effekt erzeugen würde, stellte ich solche Hydren mit ganz jungen Ovarien unter Kästchen mit farbigen Glaswänden und zwar: roten, gelben, grünen, blauen und violetten. In rotem und gelbem Lichte wandern die Zoochlorellen ebenso reichlich wie im Tageslichte ein, in blauem und violettem spärlicher, in schwachem grünen gar nicht. Demnach erweist sich die Meinung HAMANNS, daß die Zoochlorellen passiv in das Ei eingeschleppt werden, als unrichtig[1].

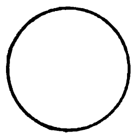
Die auf diese Weise algenlos gemachten Eier wuchsen bis zur normalen Größe (Abb. 1, 2, 4; die Größe der Eier von *Hydra* schwankt

Fig. 1.



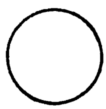
Normales Ei von *H. viridis* (ohne Hülle). REICHERT Oc. 2 Obj. 2.

Fig. 2.



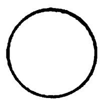
Normales Ei von *H. fusca* (ohne Hülle). REICHERT Oc. 2 Obj. 2.

Fig. 3.



Ei von *H. viridis* aus dem halbierten Ei entwickelt. REICHERT Oc. 2 Obj. 2.

Fig. 4.



Ei von *H. viridis* im Dunkeln erzogen. REICHERT Oc. 2 Obj. 2.

ziemlich), blieben dann (bis auf einen von etwa 20 Fällen) ohne sich zu furchen und die Hülle zu bilden, einige Stunden am Tiere, fielen dann ab und zerflossen, von Pilzen und Bakterien überwuchert. Nur ein Ei (von diesen 20) entwickelte sich weiter und schied die Kapsel

[1]) In neuester Zeit ist es KEEBLE und GAMBLE gelungen, die Art und Weise der Infektion der Embryonen von *Convoluta roscoffensis* durch eine Chlorophycee aus dem Genus *Casteria* (also keine *Zoochlorella*) festzustellen. Es ist auch möglich geworden, die Tiere vor der Infektion zu schützen.

aus; dieses brachte ich allmählich ans Licht. Die *Hydra*, welche aus diesem Ei ausschlüpfte, war natürlich durchsichtig und algenlos, ging leider bald ein. Die Ursache des Todes kann ich nicht angeben. Wegen Mangel an geschlechtlich sich fortpflanzenden Tieren konnte ich leider die Experimente und Beobachtungen in diesem Jahre nicht weiter fortsetzen, behalte mir daher vor, die unterbrochene Arbeit später fortzusetzen, dabei in erster Linie vergleichend dasselbe Experiment mit den nicht grünen Hydren vorzunehmen, um konstatieren zu können, ob an dem frühen Tode der im Finstern entwickelten Eier von *Hydra viridis* der Mangel an Zoochlorellen oder eine andre Ursache schuld ist.

Da das Regenerations- und Regulationsvermögen von *Hydra* bekanntlich sehr groß ist, wäre es von Interesse zu wissen, wie groß die Entwicklungsfähigkeit der durch Schüttelung und Schneiden gewonnenen Eiteile und Eiblastomeren des *Hydra*-Eies ist. Zu diesem Zwecke stellte ich einige Versuche, welche ich ebenfalls wegen Mangel an *Hydra*-Eiern nicht fertigstellen konnte, und deren Fortsetzung ich mir daher noch vorbehalte.

Schon durch das Berühren und noch mehr durch leichte Schüttelung bereits eingekapselter Embryonen, kann man bewirken, daß die Tiere, die aus solchen Kapseln entschlüpfen, stets irgend eine Abnormität an sich tragen. Auf diese Weise bekam ich: zweiköpfige (stets [drei Stück beobachtet] mit sechs Armen), tentakellose, mit gegabelten Tentakeln usw.

Die Operationen mit den Eiern von *Hydra* sind sehr schwierig, erstens, weil das Ei bis zum Einkapseln sich am Muttertiere hält, zweitens, weil die Eier sehr zähflüssig und empfindlich sind, und sehr leicht zerfließen. Wenn man das reife Ei durch Stich mit der Nadel, durch Abzwicken von kleinen Eimassen beschädigt, verläuft die Entwicklung doch ganz ungestört.

Das unreife noch nicht abgerundete Ei durchschnitt ich ungefähr durch die Mitte und zwar samt dem Muttertiere. Es entwickelte sich meistens nur eine von den beiden Hälften. (Ob jene, welcher dabei das Keimbläschen zukommt?) In zwei (von etwa 15 bis 17) Fällen entwickelten sich einige Zeit die beiden Hälften, degenerierten aber bald (es entsteht an Stelle des Eies ein parenchymatisches Gewebe, die Reservesubstanz wird absorbiert). Die untere Hälfte des Muttertieres regenerierte gewöhnlich die Tentakel, die obere (Abb. 5, 6) regenerierte eine Fußscheibe nicht immer, sondern

das Ei (das sich indessen immer mehr abrundet) gleitet an das apicale Ende des Muttertieres, so, daß dieses sich nicht mit dem Apicalpole anzuheften imstande ist und gezwungen ist, liegend zu verharren. Ein halbes Ovocyt (Abb. 3) erlangte die normale Größe; die andern blieben nicht sehr dahinter zurück. Auch bei einer *Hydra*, die mit dem Ei der Länge nach entzweigeschnitten worden war, verheilten beide Hälften und die Eierhälften ebenfalls. Bis zur Einkapselung kam es noch, aber bis zum Ausschlüpfen kam keines der operierten Eier, meistens von Pilzen und Bakterien befallen. Bei einem *Hydra*-Ei, das eben die erste Furche angelegt hat, durchschnürte ich die eine Blastomere mittels eines Haares, die am Tiere verbliebene Hälfte furchte noch weiter, zerfloß jedoch, bevor sie sich eingekapselt hatte.

Fig. 5.

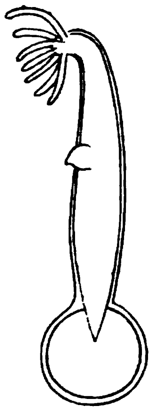
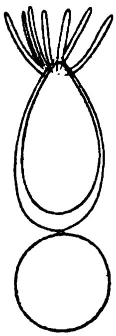
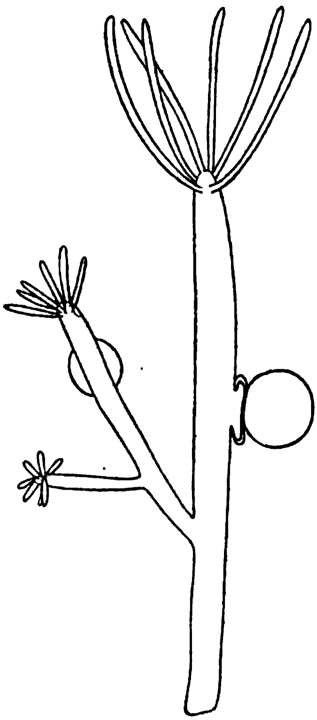


Fig. 6.



***Hydra viridis*. Nach der Operation eingetretene Regulation. Zwei verschiedene Stadien. Reichert Oc. 2 Obj. 2.**

Fig. 7.



Eibildung an der Knospe von *Hydra*.

Um die Möglichkeit der Kreuzung zwischen *Hydra viridis* und *Hydra fusca* (nach Nussbaum bestimmt) zu ersehen, besamte ich ein Ei von *Hydra fusca* mit dem Samen von *Hydra viridis*, das Ei legte nur erst 3—4 Furchen an und zerfiel. Weitere Versuche in dieser Hinsicht werden später gemacht, ebenso ist zu prüfen die Möglichkeit der parthenogenetischen Entwicklung der *Hydra*-Eier. Kleinenberg gibt in seiner Monographie: »*Hydra*« (Leipzig, 1872) an, daß sich die durch Knospung entstandenen Hydren nicht ge-

schlechtlich fortpflanzen; ich hatte Gelegenheit einen ganzen *Hydra*-Stock (Abb. 7) zu beobachten, wobei eine *Hydra*, die sich noch am Muttertier befand, bereits ein junges Ovarium angelegt hat. Weiter beobachtete ich den folgenden Fall: am Mundpole einer bereits deutlich ausgebildeten Knospe von *Hydra viridis*, bildete sich ein Hoden; die weitere Entwicklung dieser Knospe beobachtete ich nicht.

Zusammenfassung der experimentellen Ergebnisse.

1) *H. viridis* besitzt eine größere Widerstandsfähigkeit gegen CO_2-Atmosphäre als *H. fusca*.

2) Im Dunkeln wandern die Zoochlorellen in das Ei von *H. viridis* nicht ein und doch sind die auf diese Weise algenlos gemachten Eier entwicklungsfähig.

3) Die durch Zerschneidung halbierten Ovocyten von *Hydra* stellen die normale Größe wieder her.

Literaturverzeichnis.

M. W. Beijerinck, Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien und andern niederen Algen. Bot. Zeitung. 1890.

F. Braem, Über Knospung bei mehrschichtigen Tieren, insbesondere bei Hydroiden. Biol. Centralbl. 1894.

K. Brandt, Über das Zusammenleben von Algen und Tieren. Biol. Centralbl. 1881–82.

—— Über die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren. (1 Taf.) Archiv f. Anat. u. Physiol. 1882.

—— Über die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren. (2. Artikel.) Mitteil. aus d. Zool. Stat. zu Neapel. IV. 1883.

—— Über Symbiose von Algen und Tieren. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1883.

Marcellin Chapeaux, Recherches sur la Digestion des Coelentérés. Archiv de Zoologie expérimentale et générale. Sér. III. Tom. I. 1893.

Th. W. Engelmann, Über das tierische Chlorophyll. Archiv f. d. ges. Physiol. des Menschen u. der Tiere. 1883.

G. Entz, Über die Natur der Chlorophyllkörperchen niederer Tiere. Biolog. Centralbl. 1881—82. Referat über einen am 25. Februar 1876 in Klausenburg gehaltenen Vortrag.

—— Konsortialverhältnis von Algen und Tieren. Biol. Centralbl. 1882—83.

A. Famintzin, Beitràg zur Symbiose von Algen und Tieren. Mém. de l'Acad. imp. de St. Pétersbourg. S. III. T. 38. 1891.

P. Geddes, Sur la Chlorophylle animale et sur la Physiologie des Planaires vertes. Arch. de Zool. exp. et générale. VIII. 1879—1880.

—— Further researches on Animals containing chlorophyll. Nature. 1882.

J. Georgévitch, Sur le développement de la Convoluta Roscoffensis Graff. Compt. rend. 1889.

L. v. Graff, Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Leipzig 1882.

—— Zur Kenntnis der physiologischen Funktion des Chlorophylls im Tierreich. Zool. Anz. 1884.

L. v. GRAFF, Die Turbellarien als Parasiten und Wirte. Festschrift. Graz 1903.
M. GREENWOOD, On Digestion in Hydra, with some observation on the Structure of the Endoderm. The Journal of Physiology. 1888.
G. HABERLANDT, Über den Bau und die Organisation der Chlorophyllzellen von Convoluta Roscoffensis. Als Anhang zu: L. v. GRAFF, Organisation der Turbellaria acoela. Leipzig 1891.
O. HAMANN, Zur Entstehung und Entwicklung der grünen Zellen bei Hydra. Zeitschr. f. wiss. Zool. 37. 1882.
F. KEEBLE and F. GAMBLE, On the isolation of the infecting Organism (»Zoochlorella«) of Convoluta roscoffensis. Proc. of the Roy. Soc. London. Ser. B. Vol. 77. No. 514. 1905.
G. KESSLER, Ein Beitrag zur Lehre von der Symbiose. Arch. f. Anatom. u. Physiol. 1882.
N. KLEINENBERG, Hydra. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872.
C. F. W. KRUKENBERG, Vergleichend physiologische Studien (experim. Untersuchungen). I. Reihe. I. Abt. 1880.
—— Vergleichend physiologische Studien (exper. Untersuchungen). II. Reihe. I. Abt. 1882.
A. LANG, Über die Knospung bei Hydra und einigen Hydromedusen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1892.
W. MARSHALL, Über einige Lebenserscheinungen der Süßwasserpolypen und über eine neue Form von Hydra viridis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 37. 1882.
E. METSCHNIKOFF, Über die intracellulare Verdauung bei Coelenteraten. Zool. Anz. 1880.
—— Untersuchungen über die intracellulare Verdauung bei wirbellosen Tieren. (2 Taf.) Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. T. V. 1884.
M. MÖBIUS, Über endophytische Algen. Biol. Centralbl. 1891.
M. NUSSBAUM, Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. II. Mitteil. Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra. (7 Taf.) Archiv f. mikr. Anatom. XXIX. 1887.
S. PROWAZEK, Beitrag zur Kenntnis der Regeneration und Biologie der Protozoen. Archiv f. Protistenkunde. III. 1904.
E. RAY LANKESTER, The mode of occurence of Chlorophyll in Spongilla. Quart. Journ. Micr. Science. XIV. 1874.
—— Chlorophyll in Turbellarian worms and other animals. Quart. Journ. Micr. Science. XIX. 1879.
—— On the Chlorophyll-corpuscles and Amyloid deposits of Spongilla and Hydra. (1 Taf.) Quart. Journ. Micr. Science. XXII. 1882.
F. REINKE, Grundzüge der allgemeinen Anatomie. Wiesbaden 1901.
W. SCHEWIAKOFF, Beiträge zur Kenntnis der holotrichen Ciliaten. Bibl. zoologica. 5. 1889.
—— Bemerkung zu der Arbeit von Prof. FAMINTZIN über Zoochlorellen in Protozoen. Biol. Centralbl. 1891.
E. SEKERA, Einige Beiträge zur Lebensweise von Vortex helluo (viridis M. Schultze). Zool. Anz. XXVI. 1903.
G. WETZEL, Transplantationsversuche mit Hydra. (1 Taf.) Archiv f. mikr. Anat. 1895.
—— Transplantationsversuche mit Hydra. (1 Taf.) Archiv f. mikr. Anat. 1898.

Experimentelle Veränderung der Fortpflanzungstätigkeit bei Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans) und Laubfrosch (Hyla arborea).

Von

Dr. phil. **Paul Kammerer.**

(Aus der Biologischen Versuchsanstalt in Wien.)

Mit Tafel V.

Eingegangen am 24. Mai 1905.

Einteilung.

Einleitung.

Über die Möglichkeit, unsre Kenntnis vom Artenwandel mit Hilfe exakter Mittel zu erweitern. Schwierigkeit der unmittelbaren Veränderung morphologischer Artcharaktere. Leichtigkeit der Veränderung physiologisch-ökologischer Charaktere. Ein mittelbarer Weg zur Veränderung der Gestalt führt über die Veränderung der Lebensweise. Dieser Umweg wird möglichst kurz durch Beeinflussung der Fortpflanzung. Zwei besondere Parallelfälle: *Salamandra maculosa* und *Sal. atra* einerseits, *Hyla arborea* und *Alytes obstetricans* anderseits. Normaler Fortpflanzungsmodus der beiden zuletzt genannten Batrachier.

»... Da der Natur ungeheure Zeiträume zur endlichen Entwicklung der jetzt lebenden Arten zur Verfügung standen, wir hingegen während der kurzen Zeit unsrer Forschungen gerade der Konstanz der Specificität in viel höherem Maße begegnen, als der Formveränderlichkeit, so könnte es erscheinen, als sei das Experiment am allerungeeignetsten, in Fragen der Artveränderlichkeit und Abstammung mitzusprechen« [57, S. 118][1]).

Gewiß ist es, daß die Anzahl derjenigen Abhandlungen, welche es unternehmen, mit exakten Mitteln in die Geheimnisse des Transformismus einzudringen, eine weit geringere genannt werden muß als auf andern Gebieten der experimentellen Biologie; und man gewinnt den Eindruck, als ob in der Tat das Gleichgewicht im Chemismus nur bei verhältnismäßig wenigen Lebewesen ein noch hinlänglich labiles sei, um schon im Laufe des Individualdaseins oder im Laufe der ersten Generationen auf zielbewußt angewandte äußere Faktoren mit deutlich wahrnehmbaren Eigenschaftsänderungen zu reagieren.

Die Ursache dieser relativ beschränkten Zugänglichkeit der Artenwandlung durch das Experiment scheint mir aber darin zu liegen, daß fast sämtliche einschlägige Arbeiten darauf abzielen, sofort morphologische Veränderungen einer Species hervorzurufen. Abgesehen von der Hybridisation, der sich, weil sie jene morphologischen Veränderungen mit wünschenswerter Schnelligkeit ergibt, ein weites Arbeitsfeld eröffnet, die hingegen für die Speciesbildung im Tierreich von nur untergeordneter Bedeutung gewesen sein kann —, abgesehen also von der Bastardbildung dürften aber wirklich, selbst unter niedrig organisierten Lebewesen, nicht allzu viele Formen übrig bleiben, an denen tiefgreifende Änderungen der Gestalt schon in kurzer Frist Platz greifen; es sind dann meist Formen, die noch gegenwärtig auch

[1]) Die in eckige Klammern eingeschlossenen Ziffern sind Hinweise auf das Literaturverzeichnis!

in der Natur einen mehr oder weniger ausgesprochenen Polymorphismus aufweisen, und es lag nahe, unter den Erscheinungen des Polymorphismus gerade die des Saisondimorphismus als für das Experiment am leichtesten erreichbar zu halten, weil sich dem spekulierenden Verstande als Ursache desselben die Temperatur als einfacher äußerer Faktor geradezu aufdrängte. —

Viel leichter und allgemeiner jedoch als sämtliche morphologischen Eigenschaften eines Tieres lassen sich dessen physiologisch-öcologische Eigenschaften beeinflussen, lassen sich seine Bewegungen, sein Aufenthalt, seine Nahrung und Fortpflanzung verändern. Diese in einer bestimmten Weise der Lebensverrichtungen sich offenbarenden Merkmale sind ebensogut als »Eigenschaften der Species« zu bezeichnen, als etwa die Gestaltung und Färbung des Tierkörpers; daher gehören Änderungen in der Lebensführung ebensogut mit zum Prozeß der Artwandlung als Änderungen im Bau. Es wird freilich niemandem einfallen, solche Tierexemplare, die eine völlige Übereinstimmung ihrer morphologischen Charaktere zeigen, als getrennte Arten aufzufassen, selbst wenn sie sich in physiologischer Beziehung wesentlich verschieden verhalten sollten; ihre spezifische Trennung darf aber eigentlich nur in der stillschweigenden, konventionellen Voraussetzung unterbleiben, daß Lebensverschiedenheiten schließlich auch Körperverschiedenheiten zur Folge haben müssen, und umgekehrt. In der Regel, bei normalem Verlaufe der Dinge, sind jene als die primären, diese als die sekundären Veränderungen entstanden zu denken.

Entsprechend diesem natürlichen Geschehen erhält auch das Experiment eine viel breitere Operationsbasis, wenn es zunächst nur darauf ausgeht, die physiologisch-öcologischen Eigentümlichkeiten einer Species zu verändern; morphologische Folgen dieser Veränderungen werden sich im Verlaufe derselben oder doch der nächsten Generationen mit großer Wahrscheinlichkeit ebenfalls einstellen. Die Methode ist freilich insofern als Umweg zu bezeichnen, als, wie bemerkt, eine Summe von Tierexemplaren nach der herrschenden Anschauung erst dann spezifisch fixiert erscheint, wenn sie sich nicht bloß durch Merkmale der Lebensweise, sondern auch durch solche des Körperbaues von andern Individuenkomplexen abgrenzt, somit die Herbeiführung morphologischer Veränderungen, welche sich dem Auge im Vergleiche zu den physiologisch-ökologischen Veränderungen viel schärfer umgrenzt, deutlicher und konstanter darstellen, denn doch das Endziel aller transformistischen Forschung bleibt.

In dem Produkt aller physiologisch-öcologischen Eigenschaften, welche den Charakter einer Art bestimmen helfen, ist die Fortpflanzung ein für die Art so ausschlaggebender, mit ihrem Körperbau in so innigem Konnex stehender Faktor, daß wir von vornherein folgendes erwarten dürfen: Veränderungen des Fortpflanzungsgeschäftes müßten notwendigerweise am raschesten morphologische Veränderungen nach sich ziehen; künstliche Schwankungen in der Zeugung und Entwicklung wären sonach das aussichtsreichste Mittel, welches den Experimentator in die Lage versetzt, den indirekten Weg möglichst kurz zu gestalten, der über die Veränderungen der Lebensweise schließlich zu den Veränderungen der Morphe hinleitet.

Als Fortsetzung meiner Versuche am gefleckten und am schwarzen Erdsalamander (*Salamandra maculosa* Laurenti, und *atra* Laur.), wo es mir gelungen war, erstens die bei der Fortpflanzungsgeschichte eine wesentliche Rolle spielende Anpassung ans Wasser einerseits, ans trockene Land anderseits aufs äußerste zu treiben, zweitens die beiden Fortpflanzungsarten hierdurch ineinander überzuführen [42], — im engen Anschluß also an diese Versuche mit zwei Urodelen-Arten, habe ich es diesmal unternommen, ähnliche Experimente, welche ebenfalls auf gegenseitige Annäherung der beiderseitigen Fortpflanzungsmodi abzielen, mit zwei Anuren-Arten anzustellen, nämlich mit der Feßler- oder Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans* Laurenti) und dem gemeinen Laubfrosch (*Hyla arborea* Linné).

Meine Versuche an den Salamandern waren allerdings durch einige Umstände begünstigt, auf die ich bei meinen Versuchen an den genannten Froschlurchen nicht rechnen durfte. Die beiden Salamanderspecies sind einesteils schon, indem sie zu ein und derselben Gattung von Schwanzlurchen gehören, einander nahe verwandt; höchstwahrscheinlich aber ist sogar die eine aus der andern direkt hervorgegangen, oder es sind doch wenigstens beide Species einer gemeinsamen Grundform entsprossen. Anderenteils ist ebenso von den bei oberflächlicher Betrachtung extrem verschiedenen Fortpflanzungsformen jener zwei Species gewiß die eine aus der andern hervorgegangen, so zwar, daß sich noch gegenwärtig dort, wo die geographischen Verbreitungszonen der Species aneinanderstoßen oder ineinandergreifen, in der Natur Annäherungen, ja sogar förmliche Übergänge zwischen den Fortpflanzungsformen vorfinden. Deshalb stieß das Experiment, obzwar es sich mit Annäherungen und Übergängen nicht begnügte, sondern daß die eine Art vollständig die

Fortpflanzungsweise der andern annimmt und umgekehrt, zu erreichen suchte, von vornherein auf einen weit günstigeren, weil von der Natur selbst wohlgeackerten Boden.

Anders bei *Alytes obstetricans* und *Hyla arborea*, ungeschwänzte Lurche, die zwei, in bezug auf phylogenetisches Alter und Differenzierungshöhe sehr verschiedenen Familien angehören: *Alytes* wird von G. A. Boulenger, dessen auf gründlichen morphologischen und physiologischen Untersuchungen beruhendes System anscheinend mit der Stammesentwicklung gut übereinstimmt und heute wohl zur allgemeinen Anerkennung gelangt ist [4], in die Familie der Scheibenzüngler (Discoglossidae), *Hyla* zur Familie der Baumfrösche (Hylidae) gestellt. Doch gibt es innerhalb beider Anurenfamilien einzelne Vertreter, welche durch convergente Anpassung die gemeinsame Neigung erhalten haben, die Abhängigkeit ihrer Eier und Larven vom Wasseraufenthalt zu vermindern, was durch Widerstandsfähigkeit derselben gegenüber dem Luftmedium erreicht wird, manchmal in Verbindung mit Brutpflege.

Entsprechend jedoch der geringen Verwandtschaft, entsprechend dem Mangel an unmittelbarem phylogenetischen Zusammenhang der Tier- und deren Fortpflanzungsformen, ist es mir denn auch im Falle von *Alytes* und *Hyla* nicht gelungen, einen vollkommenen Austausch der Fortpflanzungsmodi und stufenweise Übergänge dazwischen zu erzielen; genau genommen bin ich darauf zunächst überhaupt nicht ausgegangen. Was ich beabsichtigt und durchgeführt habe, ist lediglich eine extreme Anpassung der Eier und Larven an den Wasseraufenthalt einerseits, den Landaufenthalt anderseits, wobei sich allerdings schon gewisse Annäherungen beider Fortpflanzungsarten ergeben, die qualitative Verschiedenheit jedoch gewahrt bleibt.

Die Fortpflanzung der in Rede stehenden Froschlurcharten vollzieht sich normgerecht wie folgt:

1) *Hyla arborea* sucht zur Fortpflanzungszeit stehende Gewässer auf. Das Männchen springt dem erkorenen Weibchen auf den Rücken, faßt es in der Achselgrube und drückt ihm die Laichmasse heraus, welche nach Héron-Royer [31] aus 800—1000 kleinen Eiern besteht und, nachdem der Same darüber ergossen worden, entweder frei zu Boden sinkt oder an Unterwasserpflanzen befestigt wird. — Hierdurch folgt der Laubfrosch demjenigen Fortpflanzungstyp, wie er bei den Froschlurchen die Regel bildet, der bei allen europäischen Gattungen, *Alytes* ausgenommen, Brauch und in allen seinen Betätigungen,

Paarung, Begattung, Eiablage und Entwicklung, unmittelbar auf den Wasseraufenthalt angewiesen ist.

2) *Alytes obstetricans* (und die im Innern der Iberischen Halbinsel vorkommende *Alytes Cisternasi* Boscá) verbleibt zur Fortpflanzungszeit auf dem Lande. Das Männchen umarmt sein Weibchen um die Lenden und preßt ihm die Laichmasse, die nach Héron-Royer [31] aus 22—86, nach Melsheimer [51] aus 18—54 auffallend großen Eiern besteht, heraus, wobei es mit den Hinterbeinen nachhilft, indem sie in die Laichmasse eintauchen und diese durch abwechselndes Anziehen und Ausstrecken aus der weiblichen Cloake hervorziehen. Der Laich bleibt vermöge seiner klebrigen Hülle rund um die Schenkel des Männchens haften und wird vom letzteren so lange herumgeschleppt, bis die Embryonen zum Ausschlüpfen bereit sind und alsbald von ihrem Vater in ein stehendes Wasser entleert werden. Hier machen sie gleich andern Froschquappen, nur innerhalb beträchtlich längerer Zeit, den Rest ihrer Entwicklung durch. — Nicht so sehr durch den während der Copulation seitens des Männchens mit Hilfe seiner Hinterbeine geleisteten Akt der Geburtshilfe, als vielmehr durch die Fürsorge, welche es hierauf den von ihm besamten Eiern angedeihen läßt, nimmt die Feßler- oder eiertragende Kröte eine Sonderstellung ein, welche sie einerseits vor sämtlichen übrigen, Europa bewohnenden Froschlurchen auszeichnet, anderseits gewissen exotischen, brutpflegenden Froschlurchen nähert, obschon genau die gleiche Art der Brutpflege noch bei keiner zweiten Anurengattung bekannt geworden ist. Hand in Hand mit Ausübung der Brutpflege geht das Unabhängigwerden vom Wasser, welches sich im Falle von *Alytes* über die Phasen der Paarung, Begattung, Eiablage und Embryonalentwicklung erstreckt, also bereits bis zu jenem Augenblicke durchgeführt erscheint, in welchem die Larven das Ei verlassen und ihre Postembryonalentwicklung beginnen.

I. Teil: Alytes obstetricans.

1. Versuch: **Zeitigung der Alytes-Eier mit Brutpflege des Vaters, auf trockenem Lande.** Die in vorliegender Arbeit geschilderten Zuchtversuche reichen bis 1894 zurück, in welchem Jahre mir ein Sommeraufenthalt zu Weißbad bei Appenzell (Schweiz) zuerst Gelegenheit gegeben hatte, die Geburtshelferkröte im Freileben kennen zu lernen und durch eigenhändiges Sammeln das Material für meine Untersuchungen zu gewinnen. Seit dieser Zeit ist der merkwürdige Frosch-

lurch mit ganz geringen Unterbrechungen stets unter meinen verschiedenartigen Pfleglingen vertreten gewesen.

Die zur normalen Zeitigung der Eier notwendigen Männchen, welche ihre Eierballen um die Oberschenkel der Hinterbeine gewickelt tragen, verschaffte ich mir auf zweierlei Art, erstens durch den Fang solcher, gerade die Brutpflege ausübender Männchen während der Paarungszeit, zweitens dadurch, daß meine Geburtshelferkröten in Gefangenschaft zur Fortpflanzung schritten, wobei die Männchen sich in naturgemäßer Weise mit Laich beluden.

Die Jagd auf eiertragende Männchen kann, da *Alytes* ein echtes Nachttier ist, bei Tage lediglich durch Aufstöbern derselben aus ihren Versteckplätzen geschehen. Diese Verstecke befinden sich in der Gegend von Appenzell und St. Gallen (meinen hauptsächlichen Sammelrevieren während der Sommer 1894 und 1903) teils zwischen den Steinen alter Mauern, welche längs der Chausseen hinlaufen, den Straßenböschungen als Stütze dienen und sich folglich auf der einen Seite an das Erdreich anlehnen, — teils bestehen die Schlupfwinkel aus tiefen, in die Erde gegrabenen Gängen, die zur Fortpflanzungszeit häufig gegabelt sind, in welchem Falle das Männchen nach vollzogener Paarung stets in dem einen, das Weibchen in dem andern Zweiggang des Baues sitzt. Ich komme auf diese interessanten öcologischen Verhältnisse noch in einer besonderen Abhandlung zurück. Bei Nacht jedoch streifen die Geburtshelferkröten umher, gehen ihrer Nahrung nach und suchen behufs Anfeuchtung ihrer Haut das Wasser auf; hiervon machen in der Regel auch die mit Eiern belasteten Männchen keine Ausnahme, wie ich entgegen den Angaben von Demours [15], Agassiz [9], Vogt [65], Koch [45], Fatio [20], Schreiber [60] und Héron-Royer [32], die alle besagen, daß der eiertragende Vater sich in die Erde, in Fels- und Mauerspalten zurückziehe und hier wochenlang mehr oder minder reglos verharre, solange nämlich, bis die Jungen zum Ausschlüpfen und fürs Wasserleben reif sind, — jedoch in Übereinstimmung mit de l'Isle [38, 39], Lataste [47], Dürigen [18] und Boulenger [8] feststellte; sie sind dann bei Mondschein oder mit Hilfe einer Laterne trotz ihrer hurtigen Sprünge ziemlich leicht zu erhaschen.

Es ist nicht schwer, die Fesslerkröte im Gefangenleben zur Fortpflanzung zu bewegen. Ich hielt die Tiere, um sie zu züchten, zuletzt immer in großen Kastenterrarien, wie ich sie in meiner Salamanderarbeit [42, Seite 174 ff.] beschrieben habe. Doch muß ich einer Vervollkommnung kurz Erwähnung tun, welche seither in betreff der Bodenentwässerung (Drainage) Platz gegriffen hat. Die Bodenfläche lasse ich nämlich nicht mehr, wie früher, in Form eines flachen Trichters herstellen, wobei das Ablaufrohr sich in der Mitte des Terrariums, als tiefster Stelle, befindet; der Behälter kann nämlich in diesem Falle nur auf eine bis zu den Rändern, wo die Peripherie des Terrariums ruht, ausgesägte Tischplatte gestellt werden, durch welche Einrichtung viel Standfestigkeit verloren geht. Jetzt besitzt der Boden derartiger Zuchtbehälter die Form einer schiefen Ebene, d. h. er senkt sich von der Hinter- zur Vorderwand in einem Winkel von 20 Graden, und um das Terrarium gerade aufstellen zu können, steht es nun selbstredend rückwärts auf höheren, vorn auf ganz niedrigen Füßen. Unter dem Terrariumboden entsteht auf diese Weise ein von der Vorder- zur Hinterwand schräg im Winkel von 70 Grad an Höhe zunehmender Raum, welcher

bei Haltung von sehr wärmebedürftigen Tieren das Einschieben eines Mikrogasbrenners oder einer elektrischen Glühbirne gestattet, eine einfache Heizvorrichtung, welche indessen zu den Zwecken der vorliegenden Arbeit nicht in Betracht kommt. Das Ablaufrohr befindet sich bei dem verbesserten System in der rechten vorderen Ecke.

Die innere Ausstattung dieser Terrarien, die Bodenfüllung, Bepflanzung usw. ist ganz dieselbe, wie in meiner Salamanderarbeit [42] unter Abschnitt »Technik« ausführlich angegeben. Zwar will ich nicht behaupten, daß die Kröten ausschließlich in solchen, alle erdenklichen Bequemlichkeiten bietenden Terrarien gezüchtet werden können. Im Gegensatze zu den viel empfindlicheren Salamandern kann man gelegentlich auch in weit einfacheren Gefängnissen, wie ich sie in meiner Salamanderarbeit bloß zur Aufbewahrung von Material, das für anatomische Zwecke bestimmt ist, oder für den Transport empfehlen durfte [42, S. 175, 176; 40, S. 297], Erfolge verzeichnen. Indessen bieten in dieser Beziehung doch nur jene Behälter Sicherheit, die eigens zu dem Zuchtzwecke und mit größter Sorgfalt und Kenntnis der natürlichen Bedingungen eingerichtet und gepflegt sind.

Recht einfach gestaltet sich die Fütterung der Kröten. Wichtig ist es nur, daß für etwas Abwechselung gesorgt wird. Kleine Regenwürmer, kleine Nacktschnecken, sowie verschiedene fliegende und kriechende Insekten, als Stubenfliegen, Küchenschaben, Weichkäfer, von denen ab und zu eine Anzahl im Terrarium freigelassen wird, endlich Mehlkäferlarven, die in kleinen, flachen Porzellanschüsselchen (sog. Zuckertassen) im Terrarium aufgestellt werden, genügen ihren bescheidenen Bedürfnissen.

Die Methode, welche darin besteht, daß man die Männchen erst in Gefangenschaft sich mit Eiern beladen läßt, weist gegenüber derjenigen, eiertragende Männchen im Freien aufzusuchen, zwei recht schätzenswerte Vorzüge auf: 1) Frischgefangene Männchen streifen nämlich häufig, wie auch VOGT [65, S. 5] und HARTMANN [26, S. 281] angeben, während des Fanges oder Transportes ihre Bürde ab und beachten sie dann nicht weiter. Nur durch Anwendung äußerster Behutsamkeit läßt sich jenes vorzeitige Abstreifen vermeiden. Der Brutpflege-Instinkt ist also hier nicht so hoch entwickelt als beispielsweise bei der Sackspinne (*Pardosa* [*Lycosa*] *saccata* Linné), die ihren am Hinterleib getragenen Eikokon selbst bei argen Störungen nicht im Stiche läßt, sondern ihn, wenn er ihr abgenommen und nach einer Weile zurückgegeben wird, hastig wieder ergreift. LEYDIG [50] beobachtete allerdings ein eiertragendes Männchen der Geburtshelferkröte, welches sich um seine Brut sehr besorgt zeigte, ängstliche Abwehrbewegungen machte und Klagelaute ausstieß, als man ihm die Anheftungsfäden seiner Bürde vorsichtig durchschneiden wollte. Ich glaube aber, LEYDIGS Schilderung dennoch zu entnehmen, daß die Angst des betreffenden Tieres nicht seiner Nachkommenschaft, sondern der eignen Gefahr galt; speziell gegen Kitzelempfindungen, wie sie

wahrscheinlich durch das behutsame Berühren mit dem Schneideinstrument ausgelöst wurden, sind die Froschlurche sehr empfindlich und reagieren heftig darauf, selbst wenn sie sich sonst von noch so ruhigem Naturell zeigen. Seit ein paar Jahren an die Gefangenschaft gewöhnte und hier zur Fortpflanzung schreitende Männchen sind nun weit weniger empfindlich gegen Störungen, als frischgefangene; vielmehr werden jene so zahm, daß sie ruhig auf der Hand sitzen bleiben, während man die Eier mit der Lupe untersucht, einzelne mittels einer spitzen Schere herauslöst usw., ohne sich zum Abstrampeln der Bürde veranlaßt zu sehen. 2) Der andre Vorteil des Züchtens in Gefangenschaft besteht darin, daß man die Eier vom Moment des Ablegens begonnen den gewünschten Einflüssen auszusetzen vermag, wogegen man bei gefangenen Männchen selbstredend auch vorgeschrittenere Stadien mit in Kauf nehmen muß.

Mit Rücksicht auf Latastes [47] und eigne Beobachtungen an freilebenden wie an gefangenen Geburtshelferkröten, welche ungeachtet ihres Brutgeschäftes nicht nur frei umherstreifen, sondern auch regelmäßig das Wasser aufsuchen, stellte ich mir bei Anordnung meines ersten Versuches zunächst die Frage, ob jene häufigen Bäder, die das Männchen gleichzeitig sich selbst und den Eiern zu teil werden läßt, für die Entwicklung der Embryonen notwendig oder doch von Bedeutung sind. Gleichzeitig mit Entzug der Badegelegenheit ging ich darauf aus, den Eiern überhaupt so wenig Feuchtigkeit, als es nur möglich, d. h. ihnen und deren Schützern erträglich ist, zu gewähren, wodurch gleichzeitig zu dem folgenden Versuch (Nr. 2) die erwünschte Gegensätzlichkeit der Bedingungen hergestellt erscheint. Von der Vermutung, das zeitweilige Eintauchen der Eier sei ein unentbehrlicher Faktor zu ihrer Entwicklung, war auch Lataste bei seinem später noch genauer zu beschreibenden Versuch, die Eier ohne Mithilfe des väterlichen Tieres zu zeitigen, geleitet worden, indem er die untertags in feuchtem Moos aufbewahrten Laichballen allabendlich ein paar Minuten lang ins Wasser legte.

Entsprechend dieser Fragestellung entzog ich also den zum Versuch auserlesenen Männchen das Wasserbecken und sorgte, nicht genug an dem, nur durch verhältnismäßig schwaches Besprengen für die zur Erhaltung ihres Lebens unumgänglich notwendige Feuchtigkeit. Diese durfte nicht einmal so stark vorhanden sein, daß irgendwo, z. B. an Moos oder Steinen, größere Wassertropfen hängen bleiben und etwa beim Vorüberstreifen der Tiere auf die Eier fallen konnten.

Bald überzeugte ich mich, daß die Entwicklung trotz Wassermangels vonstatten ging. Nach 37—42 Tagen, vom Tage der Ab-

lage an gezählt, begann, gleichfalls ohne Wasser, das Ausschlüpfen der Quappen: die hart und spröde gewordenen Eihüllen barsten und zeigten Risse, die von den Quappen mit Hilfe ihrer hornigen Kiefer ausgenagt und so erweitert wurden, bis sie zum Durchschlüpfen hinreichenden Platz boten. Nach weiteren 10—14 Tagen waren alle Eier, soweit sie befruchtet worden waren, leer. Héron-Royer hat also Unrecht, wenn er behauptet [31, S. 284], daß die Larven ohne den lösenden Einfluß des Wassers aus ihren Eikapseln nicht zu entweichen imstande sind, sondern darin zugrunde gehen müssen. Sein Irrtum befremdet um so mehr, als gerade er der erste war, welcher die Nagetätigkeit der ausschlüpfenden Larven, welche sie von einem Erweichen der Schale unabhängig macht, genau beobachtet hat [33, Seite 428—430], nachdem schon früher Koch [45] ein solches aktives Eingreifen der Larven aus dem Umstande vermutet hatte, daß die Eier sich stets an derjenigen Stelle öffnen, wo just der Mund der Larve zu liegen kam. Héron-Royer fügt allerdings hinzu, daß der Reiz des die Hülle durchdringenden Wassers nötig sei, um den Beginn des Nagens auszulösen; wenn aber dieser sicher sehr wirksame Reiz zu lange ausbleibt, die Larven nichtsdestoweniger am Leben bleiben, dann schreiten sie begreiflicherweise doch schließlich zu ihrer Befreiung, auch ohne besonderen Antrieb.

Viele von den im Trockenen herausgekrochenen Kaulquappen vermochte ich auf dem Erdboden des Behälters zappelnd vorzufinden, und ich beförderte sie sorgsam in ein Wassergefäß, wo ihre weitere Entwicklung in normaler Weise vonstatten ging. Einen Teil der im Trockenen zur Welt gekommenen Quappen verwendete ich sofort zum Versuch Nr. 6.

Gegenüber gleichzeitig kultivierten Kontrollzuchten, wo die Väter wie in freier Natur Gelegenheit hatten ins Wasser zu gehen, wies der im soeben beschriebenen Versuch stattgefundene Entwicklungsprozeß folgende Unterschiede auf: 1) Der Zeitpunkt bis zum Beginn des Ausschlüpfens war etwas verzögert: diejenigen Eier, welche von regelmäßig badenden Männchen getragen worden waren, entließen die in ihnen enthaltenen Quappen schon nach 29—37 Tagen, wogegen hier, wie erwähnt, 37—42 Tage erforderlich gewesen waren. 2) Das Schlüpfen der einzelnen Jungen erfolgte innerhalb längerer Zeitintervalle. Im Wasser hingegen vollzieht sich das Schlüpfen aller Larven beinahe gleichzeitig, und es kommt dort nur sehr selten vor, daß ein Männchen eines Abends im Bade nur einen Teil seiner Nachkommenschaft los wird und den Rest noch bis zum

folgenden, äußersten Falles noch bis zum nächstfolgenden Abend beherbergt. 3) Bei relativer Trockenheit der Umgebung konnten die Männchen ihre Bürde nicht so leicht los werden, sondern trugen sie noch 6—11 Tage nach deren völligem Leerwerden an den Schenkeln. Die schleimige Gallertmasse, welche sowohl die einzelnen Eier umhüllt, als auch dieselben untereinander zu einer Schnur verbindet, geht nämlich an der Luft stark ein, wird beim Trocknen zähe und zunächst noch klebriger als am Anfang, gewinnt aber schließlich eine harte Beschaffenheit, die von Vogt [65, S. 5] »kautschukähnlich«, von Bruch [11] »lederartig« genannt wurde. So winden sich die Laichschnüre eng, gleich einer Fessel im wahren Sinne des Wortes, um die Gliedmaßen und lassen oft sogar deutliche Striemen, Strangulierungsrinnen, wie auch Vogt [65, S. 6] und Héron-Royer [33, S. 427] bemerkt haben, an den Schenkeln zurück. Bald nach dem Ablegen der Eier und Aufnehmen der Last kann sie noch leicht abgestreift werden, später wird dies schwieriger, und je trockener die Umgebung, desto knapper sitzt die Fessel. So kam es, daß die Männchen in meiner Trockenkultur die leer gewordenen Eihülsen noch eine Weile mit sich herumschleppten, während in meiner Kontrollkultur mit Wasserbecken gleichwie im Freileben das Abstreifen des Eierballens ausnahmslos gleichzeitig mit dem im Wasser vor sich gehenden Auskommen der Jungen erfolgte. Das über den Moment der Geburt hinaus fortgesetzte Tragen des Paketes könnte vielleicht auch in der Weise erklärt werden, daß der Vater, weil er verhindert ist, die Bürde in gewohnter Weise im Wasser abzuwerfen, zunächst gar nicht bemerkt, daß die Brut seiner Obhut bereits entwachsen ist. Ich glaube aber nicht, daß diese, wenn auch nahe liegende Deutung in Anbetracht der sicher vorhandenen, rein mechanischen Ursache noch berechtigt wäre.

Scheinbar gewährt das positive Ergebnis des vorstehend beschriebenen Versuches der von de l'Isle [38, 39] ausgesprochenen Ansicht, welche den Eiern und Embryonen durch Vermittlung des väterlichen Körpers die nötige Feuchtigkeit zukommen läßt, eine Stütze. Daß jene Ansicht aber trotzdem nicht zutrifft, soll durch den 3. Versuch bewiesen werden.

2. Versuch: **Zeitigung der Alytes-Eier mit Brutpflege des Vaters, im Wasser.** — Der nächste Schritt war nun der, die Eier zur primären Form der Anurenfortpflanzung dadurch zurückzuführen, daß jene

wiederum dem ihnen ursprünglich heimischen Element, dem Wasser, übergeben wurden. Doch wollte ich sie zunächst der Obsorge des Männchens noch nicht entziehen. Deshalb setzte ich die mit Eiern behafteten Männchen in ein Aquarium, das über einer Schicht reingewaschenen Sandes 1 cm hoch mit Wasser angefüllt war. Die Eier waren dergestalt meist ganz untergetaucht, mindestens jedoch fortwährend vom Wasser umspült, während ihre Träger sich infolge des seichten Wasserstandes nirgends zu schwimmen gezwungen sahen, überall festen Grund und Boden fanden und daher am bequemen Atemholen nicht gehindert wurden. Um sie, denen ein dauernder Wasseraufenthalt ganz ungewohnt ist, möglichst wenig unruhig werden zu lassen, stellte ich ihnen aus Steinen dunkle Höhlen her.

Trotzdem gelang der Versuch nicht: zwar ergaben sich die gleich nach Vollzug ihres Geburtshelferaktes ins Wasser gesetzten Männchen bald in ihr Schicksal, bezogen ihre Versteckplätze und verhielten sich darin leidlich ruhig. Allein die nasse Umgebung ließ kein Antrocknen des Eiüberzuges zustande kommen; dieser blieb beständig weich und elastisch, so daß sämtliche Männchen schon nach 1—2 Tagen ihre Eierballen ohne jede krampfhafte oder auch nur absichtlich erscheinende Anstrengung verloren hatten. Auf solche Weise ging dieser zweite Versuch unmittelbar in den Versuch Nr. 4 über.

In analoger Weise, wie beim vorausgegangenen Versuch das abnorm lange Tragen der Bürde, könnte im jetzt geschilderten Falle das vorzeitige ungezwungene Fallenlassen derselben als eine Instinkt- oder Intelligenzhandlung seitens des Männchens aufgefaßt werden: das brütende Tier sieht sich von Wasser umgeben, ergo glaubt es den Zeitpunkt der Reife für die Jungen gekommen und streift in gewohnter Weise die Fessel ab. Diese Auffassung einmal behauptet, dürften auch jene Beobachter, welche eine auf dem Lande im Verborgenen zugebrachte Brütezeit mit dem darauf behufs Freilassung der reifen Larven folgenden Wasseraufenthalt in Gegensatz bringen, sich in ihrer Ansicht bestärkt fühlen. Dem gegenüber möchte ich jedoch nochmals ausdrücklich meinen Standpunkt betonen, laut welchem ich die physikalische Beschaffenheit der Einumhüllung als allein maßgebenden Faktor für das Anhaften, bzw. für das Herunterfallen der Bürde verantwortlich mache. Abgesehen von jener Beschaffenheit selbst spricht hierfür eben schon die insbesondere von Lataste hervorgehobene Tatsache, deren ich bereits vorhin Erwähnung tat, nämlich, daß die Männchen während ihrer »Brütezeit« durchaus keine veränderte Lebensführung innehalten, daß es somit

nicht ein besonderer Instinkt oder das Empfinden der zappelnden Bewegungen ihrer nach außen strebenden Embryonen zu sein braucht, was die Tiere ins Wasser treibt, sondern lediglich Alltagsgewohnheit.

3. Versuch: **Zeitigung der Alytes-Eier ohne Brutpflege des Vaters, auf dem Lande.** — »Die Männchen der Geburtshelferkröte«, so schreibt HARTMANN [26, S. 281], »tragen nicht immer die Eierballen bis zu ihrer Entwicklung. Plötzliche Störungen, welche das Tier derart beängstigen, daß es zu schneller Flucht gezwungen ist, veranlassen es, die lästige Fessel abzustreifen.« Aber auch mechanische Ursachen, beispielsweise nach HARTMANNS Erfahrungen zu enge Höhlen, gewaltsame Anstrengungen des Feßlers, sich zwischen Steinen und Wurzeln hindurchzuzwängen, bewirken dasselbe. Trotz der Eierlast klettert das Männchen die steilsten Mauern empor, gräbt sich seine Höhle, springt nach der Nahrung [28, S. 309], ja leistet gegebenen Falles noch einem oder mehreren weiteren Weibchen Geburtshilfe, so die erste Bürde verdoppelnd oder vervielfachend [38, 39]. All diese Exzesse lassen es hinreichend erklärlich erscheinen, wenn man zuweilen im Freien ledige Eierballen auffindet. Ferner trifft man männliche Exemplare, denen die Eierballen auf die Unterschenkel, ja auf die Fußgelenke gerutscht sind, und solche, wo jene nur noch an einem Fuß hängen. Derartige Verluste finden nach VOGT [65, S. 5] und HARTMANN [26, S. 281] im Anfange der »Brützeit« (wenn die Eihüllen noch nicht so stark angetrocknet sind!) leichter statt als später, woraus folgt, daß jüngere Embryonen, welche des väterlichen Schutzes angeblich noch nötiger bedürften, häufiger davon betroffen werden als vorgeschrittenere.

Was geschieht nun mit solch verwaisten Eiern? HARTMANN [26] gibt auf diese Frage folgende Antwort: »In den verlorenen Eierballen entwickeln sich die Larven ebensogut wie in solchen, welche von dem Froschlurch mitgeschleppt werden. Die Larven verlassen die Eihülle zur richtigen Zeit, aber da sie in einem verkehrten Element das Licht der Welt erblicken, so gehen sie auch sofort, nachdem sie es erblickt haben, ein.« Inwieweit die letztere Erfahrung immer zutreffen muß, soll erst meinem 6. Versuch zu konstatieren vorbehalten bleiben. Der jetzt zu besprechende Versuch hat zunächst nur die Aufgabe, zu ermitteln, in welcher Weise die Embryonen in verwaisten Eiern zur Entwicklung gelangen.

DE L'ISLE [38] war es nicht gelungen, Laichballen, die dem männlichen Feßler abhanden gekommen waren, zu zeitigen. Er zieht

den Schluß, daß die seitens des väterlichen Tieres ausgeübte Brutpflege für die Entwicklung der Eier unentbehrlich sei, indem jenes den Eiern von seiner eignen Körperfeuchtigkeit zuführe.

Auch Fischer-Sigwart [21, S. 27] hatte derartige Experimente ohne Erfolg angestellt: »Versuche, unreife Eier, die von eiertragenden Männchen der Geburtshelferkröte vor ihrer Reife abgelöst worden waren, zur Entwicklung zu bringen, mißlangen stets. Sowohl im Wasser, auf feuchtem Moose oder andern feuchten Gegenständen, als auch auf dem Trockenen unter möglichst günstigen Umständen starben sie bald ab und gingen in Fäulnis über oder verdorrten. Sie müssen demnach bis zur Reife vom Männchen herumgetragen werden und werden durch die, wenn auch geringe, Körperwärme ihres Trägers ausgebrütet.«

Dem entgegen erfuhr Lataste [47], daß die Entwicklung der Embryonen in losgelösten Eierballen, die er bei Tage im Finstern, unter feuchtem Moos, aufbewahrte und des Abends einige Minuten lang ins Wasser tauchte, ebensogut vonstatten ging als in solchen, die ihrem Vater belassen wurden.

Héron-Royer [33, S. 418—420] stellte sich aus zwei Uhrschälchen einen kleinen Bruttrog her, um die Eier gelegentlich seiner Untersuchungen über die Embryonalentwicklung von *Alytes* in einer der Beobachtung stets zugänglichen Umgebung zu haben: das eine Uhrglas verwandte er als Untersatz, das andre als Deckel: in beide bohrte er an gegenüberliegenden Seiten je ein kleines Loch, um eine schwache Luftzirkulation zu ermöglichen. In den Untersatz kommt ein vierfach zusammengelegtes Fleckchen weißer Leinwand, das zu Beginn des Versuches leicht mit Wasser getränkt, dann morgens und abends durch Zugießen von einem bis zwei Tropfen auch weiterhin gleichmäßig feucht erhalten wird. Bevor Héron-Royer das Ei in die Mitte dieses Bruttroges auf die feuchte Leinwand legt, beraubt er es seiner äußeren Bedeckung, der Gallerthülle, welche wegen ihrer klebrigen Beschaffenheit leicht Schmutzteilchen anhaften läßt und dadurch zu einem Hindernis für die Beobachtung wird: um diese Hülle zu entfernen, wird zuerst ein schmaler Streifen davon mittels einer feinen Schere herausgeschnitten, dann der Rand der so entstandenen Spalte erfaßt und von ihm aus das Häutchen zurückgeschlagen; häufig zerreißt es nach dem ersten Anschnitt und dem Zurückschlagen der Randpartie ohne weitere Bemühung, d. h. ohne daß es nötig wäre, das Häutchen rundum abzuschälen, sondern fällt plötzlich in einem Stück ab. Das enthäutete Ei nahm bei gleichen Feuchtigkeitsbedingungen viel schneller an Volumen zu als die nicht

so behandelten Eier und überholte letztere auch in bezug auf den Moment des Ausschlüpfens um einige Tage. HÉRON-ROYER lehrt uns die Wärme, das Licht und die Feuchtigkeit als beschleunigende Faktoren der Entwicklung kennen, die Feuchtigkeit jedoch nur bis zu einem gewissen, beschränkten Grade, der das Optimum darstellt und von welchem aufwärts sie den Eiern schädlich, ja verderblich wird. Wie wir bald sehen werden, decken sich meine Erfahrungen, was Wärme und Licht anlangt, bedingungslos mit denen HÉRON-ROYERS, während sie hinsichtlich der Feuchtigkeit für die Majorität der Eier zwar ebenfalls zutreffen, aber für eine »atavistisch veranlagte« Minorität, die bei ständiger Immersion zu schnellster Reife gelangt, keine Gültigkeit erlangen.

Mit den beiden zuletzt geschilderten Experimenten war also jedenfalls die ältere Vermutung DE L'ISLES und die spätere FISCHER-SIGWARTS, dem LATASTES und HÉRON-ROYERS Versuche offenbar entgangen waren, widerlegt. Es war festgestellt, daß ein Ausbrüten, sei es mit Hilfe der väterlichen Leibesfeuchtigkeit, sei es mittels dessen geringer Blutwärme, zum mindesten der Nachkommenschaft entbehrlich sei, und daß es keinerlei Verzögerungen oder Verkümmerungen im Entwicklungsgang zur Folge hat, wenn der den Eiern gewöhnlich zuteil werdende Schutz vorzeitig in Wegfall kommt.

Sinnreiche Experimente hat noch HARTMANN [26, 28] diesbezüglich ausgeführt. Verwaiste Eierballen, die der Genannte in der Natur und in seinem Terrarium vorgefunden hatte, vergrub er in die an der Fundstelle vorhanden gewesene Erdsorte und hielt sie unter gleichen Feuchtigkeitsbedingungen, wie sie draußen im Freien herrschend waren. Auch in feuchtes Moos gehüllte Eierballen kamen aus. »Man mache in feuchte — nicht nasse — Erde ein Loch mit dem Finger, lege den Eierballen hinein und decke ihn mit derselben Erde zu. Ich lege meistens etwas feuchtes Moos über den Ballen, um ihn in bequemer Weise auf seine spätere Entwicklung hin beobachten zu können, ohne ihn berühren zu müssen. Je nachdem mache ich das Moos naß und wringe es aus.« — Diese Aufbewahrung des Laiches erleidet eine Veränderung, sobald die Embryonen zum Ausschlüpfen bereit geworden. Letzteres Stadium erkennt HARTMANN an folgenden Merkzeichen: der Dotter ist, wie mittels einer Lupe leicht feststellbar, fast oder ganz aufgezehrt, der von LEYDIG [50] beschriebene Dottersack im Resorbiertwerden begriffen; beim Drehen der Eier stellen sich die Embryonen stets so ein, daß die Augen nach

oben sehen; auch sonst bewegen sie sich schon bei den zartesten Berührungen, sogar bei starkem Anblasen. Sind also die Eier so weit gediehen, so wird der Ballen in der Mitte eines Zwirnfadens festgebunden. An beiden Enden des Fadens werden Steine befestigt und die Schnur nunmehr derart über einen Wassernapf gelegt, daß das unterste Ei den Wasserspiegel eben berührt. So bleiben alle Eier feucht, und beim Ausschlüpfen fallen die Larven ins Wasser. Es dauert manchmal 48 Stunden bis zum völligen Entleeren eines so aufgehangenen Ballens, wogegen die Entleerung sämtlicher Eihüllen eines von einem Lurche getragenen Ballens blitzschnell erfolgt. Einige starke Schwimmstöße des Tieres bewirken, daß die Hüllen platzen und das Völkchen »wie eine gehetzte Hammelherde« im Aquarium auseinander stiebt. »Hätte ich den (zum Ausschlüpfen reif gewordenen, ohne Männchen gezeitigten) Ballen im Wasser stark hin und her bewegt, so wäre es möglich gewesen, daß alle Larven auf einmal ausgekrochen wären. Den richtigen Augenblick kannte ich aber nicht, vermutete jedoch, daß die Larven eingegangen wären, wenn ich den Ballen einfach ins Wasser geworfen hätte, da sie ja bei natürlicher Züchtung auch erst ins Wasser kommen, wenn es Zeit ist.« Später [28, S. 309] überzeugte sich Hartmann noch, daß es Eiern, welche die oben aufgezählten Reifeanzeichen aufweisen, nichts mehr schadet, wenn sie direkt ins Wasser geworfen werden. Doch davon soll der nächste Versuch handeln.

Meine eignen Versuche, *Alytes*-Eier ohne Beihilfe des Männchens, und zwar zunächst noch in ihrem Normalmedium, das ist also auf dem Lande, zu zeitigen, stellen lediglich eine Wiederholung und Erweiterung der Lataste-, Héron-Royer- und Hartmannschen Versuche in bezug auf verschiedene Licht- und Feuchtigkeitsbedingungen dar.

Es kam mir dabei nicht so sehr auf bloße Nachprüfung der referierten Versuche an, als hauptsächlich darauf, die Entwicklungsgeschwindigkeiten miteinander zu vergleichen, welche sich einerseits zwischen den Kulturen mit und ohne männliche Brutpflege, anderseits bei Kulturen in verschiedenen Feuchtigkeits- und Beleuchtungsgraden ergeben würden. Umstehende Tabelle veranschaulicht die hinsichtlich jener Fragestellung erzielten Ergebnisse.

Ganz allgemein ausgedrückt wirken also Feuchtigkeit und Licht, jedes für sich gleichwie miteinander kombiniert, beschleunigend, Trockenheit und Finsternis ebenso verzögernd auf die Entwicklung der Embryonen ein. Damit ist zugleich

Kulturbedingnisse der Eier	A. Eier ohne Männchen Zeitdauer in Tagen (vom Tage der Befruchtung an): bis zum Beginn des Schlüpfens	 bis zum Leerwerden aller Eier	B. Eier vom Männchen getragen Zeitdauer in Tagen (vom Tage der Befruchtung an): bis zum Beginn des Schlüpfens	 bis zum Leerwerden aller Eier
finster; feucht, täglich 5 Minuten gebadet .	34–37	39–42	33–37	33–37
finster; in dunstgesättigtem Raum	38–39	45–47	38–39	39
finster; in relativer Trockenheit	41–42	55–58	40–42	44
hell; feucht, täglich 5 Minuten gebadet .	29–31	33	29–30	29–30
hell; in dunstgesättigtem Raum	32	39–41	31–32	32–33
hell; in relativ. Trockenheit	37–39	49–51	37–38	40–41

erwiesen, daß Lataste, der die Eier vor Licht behütete, um die natürlichen Bedingungen herzustellen, dies nicht zum Nutzen der Eier tat, und daß ferner Hartmann, dem die Héron-Royerschen Versuche unbekannt zu sein scheinen und der ausdrücklich bemerkt, Licht sei den Eiern schädlich, sich in dieser Voraussetzung irrte. — Es macht weiter für die Entwicklungsgeschwindigkeit keinen Unterschied, ob die Eier vom Männchen getragen werden oder sich selbst überlassen bleiben: konstante Zeitdifferenzen hierfür sind nicht vorhanden. Rascher vollzieht sich nur das gänzliche Leerwerden des bereits ausschlüpfreifen Eierballens, wenn dieser von einem Männchen getragen wird, aber nicht etwa deshalb, weil in einem solchen schnellere Entwicklung stattgefunden, sondern bloß infolge der energischen Bewegungen, die das Männchen im Wasser ausführt: schüttelt man einen ohne Brutpflege ausschlüpfreif gewordenen Ballen im Wasser tüchtig hin und her, so erzielt man denselben Effekt, nämlich beinahe gleichzeitiges Auskommen aller darin enthaltenen Larven.

Die frisch ausgekrochenen Larven befanden sich alle, gleichgültig unter welchen äußeren Faktoren die Eier gehalten worden, gleichgültig auch, ob sie die Brutpflege des Männchens genossen hatten oder nicht, auf derselben Entwicklungsstufe, d. h. sie waren von gleicher Größe (nämlich ohne konstante Größendifferenzen von der Schnauze bis zur Schwanzspitze 16—18 mm lang)

und von gleicher äußerer Gestalt. Die äußeren Kiemen waren überall schon geschwunden, wie dies für die *Alytes*-Quappen überhaupt als Abweichung von denen aller andern europäischen Froschlurche durch verschiedene Autoren festgestellt wurde. — Es ist möglich, daß eine histologische Untersuchung, die ich nicht vornahm, dennoch geringfügige Unterschiede im Entwicklungsstadium der auf verschiedene Weise zur Reife gelangten *Alytes*-Eier zutage gefördert hätte.

Durchaus ungleich war jedoch die Pigmentierung der frisch geschlüpften Larven, wobei wiederum Licht und Feuchtigkeit förderlich, Dunkelheit und Trockenheit hinderlich in bezug auf deren Intensität einwirkten. Diejenigen Larven, welche aus hell und feucht gehaltenen, täglich gebadeten Eierballen stammten, waren bei ihrer Geburt tiefschwarz, von welcher Grundfarbe die golden schimmernden Fleckchen sich scharf abhoben. Larven hingegen, welche aus dunkel und relativ trocken (d. h. immer unter Gewährung eines minimalen, zur Fristung ihres Lebens ganz unentbehrlichen Feuchtigkeitsgehaltes) kultivierten Eiern auskamen, waren nach ihrem Schlüpfen graubraun, und die metallischen Punkte zeigten sich ungefähr gleich an Zahl und Größe, aber weniger auffallend, von matterem Glanze. Erst im weiteren Verlaufe des Wachstums gleichen sich, gleiche Bedingungen vorausgesetzt, diese ziemlich schroffen Abstände allmählich aus, und zwar völlig, so daß man, wenn die Larven erst einmal Hinterbeine bekommen haben, die einen von den andern nicht mehr unterscheiden kann. Sie stimmen dann mit der von DE BEDRIAGA [3, S. 351 und 352 der Separatausgabe] gegebenen Beschreibung überein. Scheinbar steht mein Befund im Widerspruch mit Versuchsergebnissen von HÉRON-ROYER [30, S. 63], welcher Forscher *Alytes*-Larven, die aus verschieden hoch gelegenen, auch sonst verschiedene Existenzverhältnisse aufweisenden Lachen stammten und dementsprechend verschieden koloriert waren, ihre ursprüngliche Nuancierung auch fernerhin beibehalten sah, trotzdem er sie in Gefangenschaft nivellierenden Bedingungen aussetzte: die Ursache hierfür liegt sicherlich darin, daß die von HÉRON-ROYER im Freien gesammelten Larven schon vorgerückteren Stadien angehörten als meine Versuchstiere, welche ja den experimentellen Faktoren vom Momente ihres Auskriechens ausgesetzt blieben, und daß demnach die Pigmentierung der HÉRON-ROYERschen Larven von deren natürlichem Aufenthaltsort her schon zu sehr fixiert war, um gegen äußere Einflüsse noch späterhin empfindlich zu sein.

Es ist hier der Ort, um über die Ausführbarkeit eines von Jourdain [37] vorgeschlagenen Versuches zu diskutieren, nämlich, durch geeignete Eingriffe der Feßlerkröte den direkten, ohne Larvenstadium, ohne Metamorphose ablaufenden Entwicklungsgang aufzuzwingen, wie er beim Antillenfrosch oder Coqui (*Hylodes martinicensis* Tschudi) entdeckt worden ist. Jourdain sagt darüber folgendes: »Experimentell erlaubt es die Anpassungsfähigkeit der Amphibien, daß man die Larve bei den speziell differenzierten Formen jenem fischähnlichen Zustand, den man mit gutem Recht den Ahnenzustand nennen darf, nähert oder von ihm entfernt. Die Erfahrungen Fräulein von Chauvins zeigen dies für *Salamandra atra*. Experimente, die ich vor mehreren Jahren an *Alytes* unternahm und die Materialmangel mich unvollendet zu lassen zwang, haben mir den Beweis geliefert, daß es möglich ist, in jenem doppelten Sinne auf die Larve des genannten Anuren einzuwirken. Ich bin dazu gelangt, den Moment, in welchem die Larve das Ei verläßt und sich dem flüssigen Elemente anbequemt, beträchtlich zu beschleunigen und zu verzögern. Ich bin überzeugt, daß man mit Hilfe entsprechender Maßregeln dahin käme, jenen Batrachier in die bemerkenswerten Verhältnisse des *Hylodes* überzuführen oder ihn denselben doch wenigstens stark zu nähern.« Héron-Royer macht [31, S. 284 und 285] gegen diese Möglichkeit folgende Einwände: 1) Unter den europäischen Anuren sei es bei *Alytes* am aussichtslosesten, den Larvenzustand eliminieren zu wollen, weil gerade dieser Froschlurch am längsten braucht, um die Kaulquappenstufe zu überwinden. 2) Die Verlegung der ganzen Entwicklung bis zur Fertigstellung des Imago in das Ei würde eine vollkommene Umgestaltung der Atmungsorgane, ja aller physiologischen Vorgänge überhaupt beanspruchen, eine Forderung, die selbst von der vielgerühmten Anpassungsfähigkeit der Batrachier nicht erfüllt werden könne.

Den ersten Einwand werde ich später widerlegen, gelegentlich meines Versuches Nr. 11 (an *Hyla arborea*). — Bei Betrachtung des zweiten Einwandes frägt sich der Leser, wie sich wohl Héron-Royer das Zustandekommen der direkten Entwicklung bei *Hylodes* vorstellt, wenn nicht eben durch die hochgradige Anpassungsfähigkeit der Batrachier? Héron-Royer spricht sich hierüber nicht aus, sondern gibt uns nur insofern einige Aufklärung über seine Anschauungen, als er [31, S. 284] sagt, *Hylodes* sei nicht verwandt mit unsern heimischen Batrachiern, und deren Eier seien nicht den nämlichen Bedingungen unterworfen wie die von *Hylodes*; ferner [l. c., S. 283],

die Natur habe die Phasen des Embryonallebens den Verhältnissen gemäß geregelt, und er wundere sich daher, daß man heutzutage immer noch zu erweisen sucht, wie jene natürlichen Regeln sich bei den Anuren unsrer Gegend infolge der oder der Ursache modifizieren oder umgestalten könnten.

Das Argument betreffend mangelnder Verwandtschaft unsrer Batrachier mit dem Blattfrosch von Martinique, einem Cystignathiden, wird hinfällig durch die spätere Entdeckung einer Reihe andrer, ebenfalls ohne freilebenden Larvenzustand zur Entwicklung gelangender Froschlurche aus den verschiedensten Familien und den verschiedensten Ländern, so *Rana opisthodon* Boulenger von den Salomon-Inseln aus der Familie der echten Frösche (Ranidae) [5], *Hyla goeldii* Boulgr., Brasilien, aus der Familie der Baumfrösche (Hylidae) [7, 25], *Pseudophryne vivipara* Tornier, Deutsch-Ostafrika, aus der Familie der Kröten (Bufonidae) [64] usw. Das andre Argument betreffend, hält es Héron-Royer für ausgeschlossen, jene äußeren Bedingungen, welche den Eiern von *Hylodes* ihren eigenartigen Entwicklungsgang aufgeprägt haben, künstlich insoweit nachzuahmen, daß sie ein gleiches Endresultat hervorbringen; er mag mit dieser skeptischen Ansicht bis zu einem gewissen Grade Recht behalten, weshalb aber hält er dann den umgekehrten Weg, *Hylodes* auf die Entwicklungsverhältnisse von *Alytes* zu bringen, d. h. den Embryo von *Hylodes* vor Erlangung seiner endgültigen Gestalt aus dem Ei zu nehmen und frei sich entwickeln zu lassen, eher für gangbar? Weil für eine derartige, regressive Umgestaltung der Entwicklungsverhältnisse bereits ein experimentell sicherstehendes Faktum vorlag, und zwar in Gestalt der Versuche M. v. Chauvins, dem Embryo von *Salamandra atra* durch Herausoperieren aus dem Uterus und Einsetzen ins Wasser den Entwicklungsverlauf der phyletisch älteren *Salamandra maculosa* aufzuzwingen [13], »ein einzig dastehender Fall, der, wie seine Urheberin bekennt, seither nicht mehr wiederholt werden konnte« [31, S. 285]. Wahrscheinlich hätte Héron-Royer über die ganze Sachlage völlig anders geurteilt, hätte er gewußt, daß man jenes »Unikum« nicht nur mit Leichtigkeit beliebig oft wiederherstellen, sogar ohne Operation das Muttertier bewegen kann, freiwillig seine Jungen schon im Larvenzustand statt, wie sonst, im ausgebildeten Formzustand zu gebären, sondern daß auch umgekehrt die Weibchen von *Salamandra maculosa* ihre Larven zuweilen so lange im Uterus zurückhalten, bis sie zu fertigen, lungenatmenden Erdmolchen geworden sind [42].

Warum sollte eine Entwicklungsänderung, die in der einen Richtung dem Experimentator herbeizuführen gelungen ist, nicht auch in der andern Richtung forciert werden können? Ich sehe in der Anregung JOURDAINS nichts Unmögliches und werde mich bemühen, ihr zu folgen. Die einzuschlagende Methode liegt ziemlich klar vor meinen Augen: im vorgeschilderten Versuch ist nur der Einfluß von Licht und Feuchtigkeit auf die Entwicklung der *Alytes*-Eier untersucht worden; ein dritter, sehr wichtiger Faktor, die Temperatur, ist dabei gar nicht in Betracht gezogen worden, bzw. es sind bei all diesen Versuchsaufstellungen nur Licht und Feuchtigkeit variiert, wogegen die Temperatur immer dieselbe blieb, nämlich die mittlere Zimmertemperatur von etwa 18° C. Schon VOGT [65, S. 7] und HÉRON-ROYER [32, 33, S. 418] haben aber erfahren, welch großer Beschleunigung die Eientwicklung unter dem Einflusse erhöhter Temperatur teilhaftig wird: wenn ich nun durch Gewährung einer höheren Temperatur, soweit sie Amphibien-Eiern überhaupt erträglich bleibt, die Entwicklung der Embryonen befördere, durch Dunkelheit und spärliche Feuchtigkeit den Moment des Ausschlüpfens gleichzeitig hinausziehe, so dürften ungefähr die Voraussetzungen gegeben sein, unter denen es glücken muß, die Quappen von *Alytes* mindestens in einem noch weit vorgeschritteneren Stadium das Licht der Welt erblicken zu lassen, als es unter den gegenwärtigen Bedingungen ohnehin bereits der Fall ist. Einige in neuester Zeit vorgenommene, dahin abzielende Vorversuche, deren Darstellung ich in die jetzige Arbeit nicht mit aufnehme, weil sie zur Publikation noch nicht reif, sondern erst in vollem Gange befindlich sind, scheinen bereits sehr stark für ein späteres Gelingen zu sprechen. Ich möchte daher die letzten Zeilen als eine vorläufige Mitteilung des angedeuteten Versuches aufgefaßt wissen, nämlich die eiertragende Kröte jener direkten Entwicklungsweise anzunähern, wie sie zuerst bei *Hylodes martinicensis* bekannt geworden ist.

Ehe ich mich zur Beschreibung meines nächsten Versuches wende, erübrigt es mir noch, einige technische Bemerkungen zu machen, welche zur richtigen Aufbewahrung der für Entwicklung ohne Brutpflege destinierten Eier anleiten sollen. Ich lege die Eierballen in Glasschalen auf feinen Flußsand, der vor dem Gebrauch peinlich reinzuwaschen und behufs Vernichtung von Pilzkeimen zu glühen ist. Der Sand wird durch Bespritzen feucht erhalten, stärker oder schwächer feucht, je nach Art des Versuches. Zur Haltung in dunstgesättigtem Raume wird die Glasschale mit einer gut passenden Glasplatte verschlossen. Bei Haltung im Finsteren wird der Eierballen mit sterilisiertem Fließpapier bedeckt, in welchem Falle letzteres anstatt des Sandes zu besprengen ist. Moos und Erde, die eigentlich naturgemäßen Medien, vermeide ich, weil ich bei

dieser Aufbewahrungsmethode die meisten Eier vom Schimmel angegriffen werden sah. Jene Eierballen, welche tagesperiodische Bäder zu bekommen haben, werden alle 24 Stunden einmal, zu beliebiger Tageszeit (jedoch immer zu der nämlichen, einmal gewählten) mit einem Hornlöffel aus der sandgefüllten Schale herausgenommen und für die Dauer von 5 Minuten in eine wassergefüllte Schale gelegt. Bei den finster zu haltenden Eiern wird diese Manipulation in der Dunkelkammer vorgenommen. Immerhin aber verliert man, trotz aller Vorkehrungen, stets einen ziemlich bedeutenden Prozentsatz an Eiern, welche einerseits verdorren, anderseits durch Wucherungen von Schimmelpilzen getötet werden, so daß man, um die Versuche nur überhaupt zu Ende führen zu können, mit einem sehr reichlichen Material versehen sein muß. In noch höherem Grade gilt dies vom

4. Versuch: **Zeitigung der Alytes-Eier ohne Brutpflege des Vaters, im Wasser.** — Es galt nun, die Zurückführung der *Alytes*-Eier in die typischen Existenzbedingungen des Anuren-Laiches zu vollenden, indem man sie nicht bloß der väterlichen Brutpflege entzog, sondern sie außerdem den ganzen Entwicklungsgang von der Befruchtung bis zur Metamorphose im Wasser zurücklegen ließ. Zu diesem Behufe wurden die Eierballen gleich, nachdem sie abgelegt und besamt worden waren, dem Männchen abgenommen und ins Wasser geworfen.

Es muß bemerkt werden, daß in dieser hier gewaltsam vorgenommenen Manipulation nicht so bedingungslos ein unnatürlicher Vorgang gelegen ist, als es den Anschein hat. Ich fand bei Appenzell wiederholt in Straßengräben und Tümpeln lose Eierballen, die von dem betreffenden Männchen vorzeitig abgestreift worden waren, vielleicht weil es eines Abends etwas länger als gewöhnlich im Wasser geblieben, und die Gallerte bei dieser Gelegenheit weich geworden war, vielleicht auch, weil es auf der Flucht vor einem Feind die ihm hinderliche Last gewaltsam abgestreift hatte. In solchen unter Wasser verlorenen Eierballen waren manchmal noch alle Embryonen vorhanden und noch keineswegs reif zum sofortigen Ausschlüpfen.

Ferner — dies eine zweite Abschweifung von der Beschreibung meines Experimentes — zeigte sich an einer Serie von 35 Geburtshelferkröten, die ich am 18. April 1905 von Herrn Zahnarzt C. Hartmann [als Autor zitiert 26, 27, 28] aus Münster in Westfalen erhalten hatte[1]), folgende merkwürdige Erscheinung: die Tiere begannen, nachdem sie sich vom Transport erholt hatten, am 21. April mit dem Laichen. Aber nur zwei Männchen beluden sich mit den Eiern. Die übrigen begnügten sich, ihren Weibchen Geburtshilfe zu

[1]) Durch gütige Vermittlung der »Nymphaea«, Vereins für Aquarien- und Terrarienkunde in Leipzig, dem ich hierfür zu bestem Danke verpflichtet bin.

leisten, indem sie mit den Zehen der Hinterbeine an den beiden, gleichzeitig aus der weiblichen Cloake austretenden Schnüren herumzerrten und dieselben auch tatsächlich aus der Cloake hervorzogen, — ein Akt der Geburtshilfe, der, wie schon in der Einleitung flüchtig berührt, keineswegs eine charakteristische Eigenschaft von *Alytes* darstellt, sondern auch, vielleicht in minder vollkommenem Grad, gelegentlich der Begattung andrer Froschlurche beobachtet werden kann, beispielsweise nach Héron-Royer [32, S. 410] bei *Bufo*, *Pelobates* und *Pelodytes*. Die herausbeförderten Eierschnüre lagen dann überall im Behälter herum: auf der Erde, auf und unter dem Moos, an Steinen angeklebt und — last not least — im Wasserbecken. Ich überraschte die Tiere auch etliche Male, wie sie hier die Copulation vollzogen. Das Wasserbecken war nur drei Zentimeter hoch angefüllt, so daß sie nicht, wie es z. B. die Frösche in der Natur freiwillig tun, während der Begattung zu schwimmen brauchten. Der Vorgang stimmte, was Stellungen und Bewegungen anbetrifft, gut mit der genauen Beschreibung de l'Isles [38, 39] überein, nur eben, wie bemerkt, mit der wesentlichen Abweichung, daß hier kein Aufladen der Eier seitens des Männchens stattfand, sondern daß die dicke, aus zwei miteinander verschmolzenen Schnüren entstandene Laichmasse ohne weiteres liegen blieb.

Worin liegt bei den westfälischen Geburtshelferkröten die Ursache dieses abweichenden Laichverhaltens? Man kann zweierlei Erklärungsversuche dafür namhaft machen: 1) *Alytes obstetricans* ist eine sehr wanderlustige Form; meinen Erfahrungen nach ist es nicht undenkbar, daß jahrzehntelanger Aufenthalt in Gegenden, wo sie ursprünglich nicht heimisch war, und die vielleicht besonders günstige hydrographische Bedingungen zum Absetzen des Laiches ins Wasser darbieten, die erlangte Unabhängigkeit der Fortpflanzung vom Wasser allmählich wieder rückgängig macht, — was angenommen werden darf, unbeschadet des Faktums, daß umgekehrt nicht Wassermangel sich bei *Alytes* als eigentliche Ursache der Brutpflege erweisen läßt. Recht energische Anfänge der Rückkehr zur primären Anuren-Fortpflanzung wären nun in dem Verhalten der aus Münster stammenden Feßlerkröten zu erblicken, bescheidenere Anfänge auch in meinen zahlreichen Funden vorzeitig von den Schenkeln der Männchen abgefallener Eierballen im Appenzeller Lande. — 2) Eine andre, naheliegende Vermutung kann neben der ersten Annahme noch vollauf Geltung haben: nämlich daß jenes oben geschilderte Laichverfahren der westfälischen Feßler eine Folge der Gefangenschaft sei, wo

sich, ohne daß man die Ursachen hierfür in bestimmten Veränderungen der Lebensbedingungen immer zu finden vermöchte, doch die Lebensäußerungen oft in erstaunlich rascher und unbegreiflich gründlicher Weise umgestalten; es ließen sich Beispiele aufzählen, daß Veränderungen, zu denen im Freileben, obschon man noch sehr wenig davon bemerkte, bereits die Tendenz vorhanden war, im Gefangenleben plötzlich zu ungehindertem und ungeahntem Ausbruch gelangen. Die Geburtshelferkröten aus Appenzell, St. Gallen, Bregenz und Freiburg im Breisgau zeigten indessen den uns hier interessierenden Ausbruch veränderter Lebensäußerungen nicht, sondern benahmen sich ganz der Regel nach, indem die Männchen sich pünktlich der von ihnen befruchteten Eierballen annahmen.

Es ist im Anschlusse daran noch folgendes zu erwägen: Wie mag die Brutpflege bei *Alytes* überhaupt entstanden sein? Vorhin habe ich behauptet, Wassermangel als solcher könne kaum hierfür verantwortlich gemacht werden. Daß in den heute von *Alytes* bewohnten Gegenden an stehenden Gewässern keine Not herrscht, möchte noch nicht stark genug dagegen sprechen; denn es wäre ja möglich, daß *Alytes*, in der wir, wie bemerkt, eine gern auf die Wanderschaft gehende Tierform vor uns haben, durch einen in den von ihr ursprünglich bewohnten Gegenden obwaltenden Wassermangel gezwungen worden ist, sich hinsichtlich der Fortpflanzung vom Wasser unabhängiger zu machen, als andre Froschlurche. Das aber eben ist es, was sich nicht erweisen, ja nicht einmal vermuten läßt. Die meisten Autoren sind darüber einig, daß *Alytes obstetricans* eine spezifisch westeuropäische Art darstelle; vom Westen aus hat eine, auch gegenwärtig noch nicht zum Stillstand gekommene und darum besonders deutlich nachweisbare Einwanderung in den Osten und Norden Europas stattgefunden, wo *Alytes* noch gegenwärtig in stetig weiterer Ausbreitung begriffen ist. Man fühlt sich versucht, Frankreich als ursprüngliche Heimat der Geburtshelferkröte anzusehen, da dies das einzige Land ist, wo sie nicht bloß absolut, sondern auch relativ am häufigsten auftritt, indem sie es in geschlossenen Massen bevölkert, während sie in ihren übrigen Verbreitungsbezirken mehr sporadisch vorkommt, oft nur wenigen Flußläufen folgt, nur in vereinzelten Tälern sich einbürgert. Frankreich aber ist weder, noch war jemals ein wasserarmes Land, im Gegenteil, es geht aus den Schilderungen dortiger Beobachter, namentlich Héron-Royers, zur Genüge hervor, daß es in den von *Alytes* massenhaft bevölkerten Gebieten an Gelegenheit, den Laich sogleich ins Wasser abzulegen,

keineswegs fehlt. Neben der Auffassung, *Alytes* sei eine anfänglich rein westeuropäische Form, findet sich in der Literatur noch eine zweite [28, S. 310], welche besagt, *Alytes* sei eine ursprünglich dem Süden Europas eigentümliche Species; als Stütze dieser Anschauung wird die Tatsache des häufigen Überwinterns der *Alytes*-Larven herangezogen: die Larven, gewohnt, sich in einem wärmeren Klima zu entwickeln, brauchen im rauheren Mitteleuropa ein ganzes Jahr oder darüber bis zur Metamorphose, während die übrigen Froschlurche, seit jeher in dem kälteren Klima aufgewachsen, denselben Entwicklungsweg in der Regel schon im Verlaufe eines einzigen Sommers zurücklegen. Nach dieser Auffassung wäre die Urheimat des Feßlers, da er sich auf der Balkan- und Appeninenhalbinsel (auf letzterer höchstens mit Ausnahme einiger Distrikte Oberitaliens) nicht vorfindet, nur auf der Pyrenäenhalbinsel zu suchen, und hier könnte er allerdings durch die in vielen Landstrichen zeitweise herrschende Dürre zur Emanzipation vom Wasser und damit gleichzeitig zur Brutpflege genötigt worden sein. Aber für die Verlegung der Urheimat nach Spanien und Portugal läßt sich durchaus kein stichhaltiger Grund vorbringen: einerseits verdankt das lange Larvenleben von *Alytes*, wie wir schon im folgenden Versuche sehen werden, ganz andern Triebkräften seine Entstehung, als niedriger Temperatur; auch ist nichts darüber bekannt, daß es im Süden des Verbreitungsgebietes ständig kürzere Zeit beansprucht als im Norden, wogegen von überall her Meldungen des Überwinterns der Larven vorliegen. Anderseits vermag durch nichts wahrscheinlich gemacht zu werden, daß die auf der iberischen Halbinsel lebenden *Alytes*-Formen, *Alytes obstetricans* var. *Boscae* Lataste und *Alytes cisternasi* Boscá die Stammformen bilden, aus denen die mitteleuropäische *Alytes obstetricans* »*typica*« ihren Ursprung genommen habe; *Alytes cisternasi* nähert sich im Gegenteile eher den höher differenzierten Krötenfröschen (Pelobatiden).

Wassermangel als primäre Entstehungsursache der Brutpflege im speziellen Falle von *Alytes* ist somit, soweit unsre derzeitigen Kenntnisse reichen, unbedingt zu verwerfen. Mir scheint ein ganz andrer Faktor dabei die Hauptrolle gespielt zu haben, und der ist folgender:

Mit der sonstigen Ruhe, ja Faulheit der meisten Amphibien steht die ängstliche, ja geradezu fieberhafte Sucht nach Wasser, von welcher beide Geschlechter, zuerst die Männchen, dann die Weibchen zur Fortpflanzungszeit erfaßt werden, in krassem Widerspruch.

Am meisten gilt dies natürlich von den terrestrischen Arten, zu denen ja auch *Alytes* gehört, unter denen aber die übrigen, so die Knoblauchkröte (*Pelobates*), die echten Kröten (*Bufo*), der Feuersalamander (*Salamandra maculosa*) u. a. in ihrem Fortpflanzungsakt noch unmittelbar von den Gewässern abhängig sind. Außerhalb der Brunstzeit leben sie oft weitab von jeder Wasseransammlung; zur Anfeuchtung ihrer Haut genügen Tau und Regen. Sowie sich aber der Geschlechtstrieb in ihnen regt, ist derselbe untrennbar verbunden mit einem fast ebenso heftigen Trieb zum Wasser, falls er zu Nutz und Frommen der Arterhaltung befriedigt werden soll. Positive Hydrotaxis und positive Geotaxis, welch letztere die sonst so sinnesstumpfen, teilweise sehr bewegungsunlustigen Tiere immer die tiefsten Stellen des jeweiligen Terrains aufsuchen und so schließlich indirekt auf wassererfüllte Bodensenkungen stoßen läßt, leiten jene mit immerhin so erstaunlicher Sicherheit, daß der Zuschauer sich einer Empfindung des Rätselhaften, Geheimnisvollen schlechterdings nicht erwehren kann.

Und doch kommt es manchmal zum Verfehlen des Laichgewässers, zu Verirrungen, die der Erhaltung der Art nicht günstig sein können. Überdies steht das Ruhebedürfnis der Amphibien in argem Gegensatz zu den unerhörten Anstrengungen der Paarungsperiode. Es ist also sehr begreiflich, wenn den trägen Tieren das Bestreben innewohnt, das strapaziöse Aufspüren von Teichen und Sümpfen allmählich einzustellen; eine Gegend braucht noch durchaus nicht wasserarm zu sein, um dieses Bestreben zu unterstützen: wenn nur nicht geradezu auf Schritt und Tritt kleine und große Lachen, Gräben, Tümpel, Brüche u. dgl. zu finden sind, so daß die Notwendigkeit des Suchens noch nicht vollständig entfällt, so genügt das schon, um den landbewohnenden Arten, welche solch überaus wasserreiche Striche übrigens gern vermeiden und andern Arten überlassen, einen Wechsel, eine Unterbrechung ihrer im Sommer und Herbst so beschaulichen Lebensgewohnheiten auch im Frühjahre nicht wünschenswert erscheinen zu lassen. Ungefähr auf diesem Wege, hier und da vielleicht durch wirkliche, räumlich (in manchen Fundgebieten) oder zeitlich (in manchen Sommern) accessorisch hinzutretende Trockenheit nebenbei befördert, denke ich mir das Brutgeschäft von *Alytes* entstanden, und in analoger Weise gewisse eigentümliche, denen seiner tropischen Verwandten gleichende Laichgewohnheiten von *Hyla arborea*, von denen im zweiten Teile vorliegender Arbeit die Rede sein wird. — —

Der vom Augenblicke seiner Besamung ins Wasser gelangte Laich verhielt sich, mochte er nun von den Tieren selbst dort abgelegt, oder von mir dahin gebracht worden sein, in folgender Weise: die nächste Erscheinung, die an ihm zu beobachten war, bestand in einem starken Aufquellen der Gallerthülle (Taf. V, Fig. 2), genau wie dies bei andern Anuren-Eiern der Fall ist, die normalerweise stets ins Wasser abgelegt werden. Während also die Gallerte der *Alytes*-Eier, wenn diese an der Luft verbleiben, eingeht, zähe und sehr klebrig wird, um schließlich ganz einzutrocknen und zu erhärten (Fig. 1), bleibt sie im Wasser nicht nur ebenso weich, ausdehnbar — eine Laichschnur von *Alytes* läßt sich nach Melsheimer [51] bis auf das Doppelte ihrer Länge ausdehnen, ohne zu zerreißen — und elastisch, sondern sie erhält auch durch reichliche Wasseraufnahme einen viel größeren Umfang, als er unmittelbar nach dem Ablegen vorhanden war. Ferner stimmt der *Alytes*-Laich im Aufbau seiner Gallerthülle aus drei Schichten mit demjenigen andrer Froschlurche überein: wie diese Schichten im trockenen Zustande beschaffen sind, hat Héron-Royer [33, S. 420] gut beschrieben; bei dem im Wasser liegenden Laich nimmt der Schichtenbau mehr den Charakter an, wie ihn O. Schultze [61, S. 212 u. 213] gekennzeichnet hat. Nur läßt die Struktur der Schichten wesentlich zahlreichere und dickere Fasern erkennen als bei andern Anuren, denen die O. Schultzesche Beschreibung gilt, und dies betrifft wiederum namentlich die innerste, fest mit der Dotterhaut verbundene Schicht. Letzterer Befund sollte anläßlich meiner Experimente mit dem Laich des Laubfrosches (Versuch Nr. 9 im zweiten Teile) noch von besonderer Bedeutung werden. Bruch [11] befindet sich im Irrtum mit seiner Aussage, die äußere Hülle des *Alytes*-Eies sei strukturlos und im Wasser nicht aufquellbar; höchstens bei ganz alten, schon ausschlüpfreifen Eiern findet kein Aufquellen mehr statt, wogegen frischgelegte sowie halbreife Eier bereitwillig und reichlich Wasser in sich aufnehmen.

Trotz dieses starken Quellens findet nur selten Auftrieb statt: gewöhnlich bleiben die Eier am Boden liegen, selten schweben sie mitten im Wasser, noch seltener schwimmen sie an der Oberfläche. Wenn dies geschieht, so sind immer Luftblasen daran schuld, die sich im hellen Sonnenlichte dadurch bilden, daß der Laich von Grünalgen, welche Sauerstoff ausscheiden, überwachsen wird. Die in Figur 2 dargestellten Laichkörner haben außerdem, da sie im Bereiche direkter Sonnenstrahlen lagen, eine intensive Pigmentierung angenommen.

Schon nach 13 bis 15 Tagen, vom Tage der Besamung an gerechnet, schwärmen aus den im Wasser liegenden *Alytes*-Eiern die Larven hervor. Mithin geht hier die embryonale Entwicklung weitaus kürzer vor sich, als auf dem Lande, wo sie mindestens 3, oft aber auch bis zu 8 Wochen beansprucht, und nicht mehr viel langsamer als bei andern Froschlurchen, die ihren Laich ins Wasser legen: so z. B. ist der Laich vom Laubfrosch (*Hyla arborea*) bei gleicher Temperatur — gewöhnliche Zimmerwärme, 17 bis 18° C. — nach 11 bis 12, derjenige von der Knoblauchskröte (*Pelobates fuscus*) nach 6 bis 7, von den Unken (*Bombinator*) nach 7 bis 9 Tagen ausschlüpfreif.

Die frisch ausgekrochenen *Alytes*-Larven, welche aus Wasserkulturen hervorgehen, sind ferner entsprechend ihrem raschen Ausschlüpfen viel weniger weit entwickelt als solche aus Landkulturen. Sie tragen noch langgefranste äußere Kiemen und sind somit andern Froschquappen, wenn sich diese im Moment des Ausschlüpfens befinden, nur wenig voraus! Eine weitere Abweichung besteht in der Art des Ausschlüpfens: die Hornlippen können hier, da noch unentwickelt, nichts zur Befreiung beitragen, weshalb diese nur durch die Tätigkeit der Rumpfmuskulatur erfolgt. Die Hülle wird zerrissen, wenn die nach außen strebende Larve sich stark krümmt und plötzlich wieder in ihre volle Länge zurückschnellt. Der Vorgang entspricht dann ungefähr demjenigen, wie er bei *Rana*, *Hyla* und *Bombinator* zu finden ist.

Das Resultat des Versuches Nr. 4 kann somit zusammengefaßt werden in den Satz: die embryonale Entwicklung der im Wasser gezeitigten *Alytes*-Eier erscheint zugunsten der postembryonalen Entwicklung beträchtlich abgekürzt, womit eine weitgehende Annäherung an die typischen Entwicklungszustände der Anuren hervorgebracht ist.

5. Versuch: **Aufzucht der Alytes-Larven im Wasser (im Normalmedium); experimentelle Verlängerung und Verkürzung des Larvenlebens.** — Sobald die Larven der Geburtshelferkröte nach dem Auskriechen aus dem Ei ins Wasser gelangt sind, unterscheidet sich ihre weitere Entwicklung in nichts mehr von derjenigen andrer Froschquappen[1]). Nur hinsichtlich der Zeitdauer, welche ihre Entwicklung

[1]) Über Haltung und Pflege, namentlich Fütterung von Kaulquappen siehe meine Arbeit »Über die Abhängigkeit des Regenerationsvermögens der Amphibienlarven von Alter, Entwicklungsstadium und spezifischer Größe« [43], Abschnitt C, »Technik«, Seite 151 und 152.

bis zum Eintritt der Metamorphose beansprucht, ergibt sich eine Abweichung von der Regel: die übrigen Anuren vollenden ihre ganze larvale Entwicklung im Laufe eines einzigen Frühjahrs und Sommers, *Alytes* aber braucht dazu meist ein ganzes Jahr, überwintert also einmal im Quappenzustande.

Geeignete äußere Faktoren, bisweilen auch wohl eine gewisse individuelle Veranlagung, können gelegentlich bei allen Amphibienspecies bewirken, daß der Larvenzustand entweder vor der normalen Umwandlungszeit durch die Metamorphose sein Ende findet, oder daß er sich anderseits weit über die normale Umwandlungszeit hinaus erhält. Letztere Erscheinung, die Verzögerung der Verwandlung, hat KOLLMANN [46] »Neotenie« genannt; während sehr viele Urodelen total neotenisch werden, d. h. lebenslänglich im Larvenzustand verharren und auf dieser Stufe die Geschlechtsreife erlangen können, ist bei Anuren mit Sicherheit bisher nur partielle Neotenie bekannt geworden, also zwar ein abnorm langes Beibehalten der Larvenform, aber schließlich doch Eintritt der Metamorphose, noch vor Funktionsreife der Sexualorgane.

Unter allen europäischen Anuren neigt diejenige Gattung, welche, wie bemerkt, auch normalerweise die längste Larvenperiode besitzt, *Alytes* nämlich, am meisten zur Neotenie [12, 27, 28, 31, 68, 70]. Die *Alytes*-Quappen erreichen schon normalerweise im Verhältnis zur Größe der Imagines bedeutende Dimensionen, nämlich 40 bis 55 mm, was besonders im Vergleiche zu andern Anuren-Arten von derselben spezifischen Größe (*Hyla*, *Bombinator*) viel erscheint und in anbetracht der langen Dauer ihres Larvenlebens verständlich ist, denn das Wachstum geht ja deswegen, weil die Metamorphose später stattfindet, mittlerweile nicht langsamer vor sich, und nur im Winter tritt bezüglich der Größenzunahme ein Stillstand ein. Noch mehr springt die Größe der neotenischen *Alytes*-Quappen in die Augen: BOULENGER [6] hat solche von 80 mm, HÉRON-ROYER und VAN BAMBEKE [36] von 85 mm, FISCHER-SIGWART [23] gar von 90 mm Totallänge gemessen.

Das Larvenexemplar von *Alytes obstetricans* aber, welches auf Taf. V, Fig. 3 abgebildet ist, stellt wohl innerhalb der Anurenordnung den extremsten aller bekannten Neoteniefälle vor, sowohl absolut, was Dauer der Larvenperiode, als auch relativ (d. h. im Verhältnis zur sonstigen Larvengröße von *Alytes*), was die im Laufe der Larvenperiode erreichte Körpergröße anbelangt. Der Entwicklungsgang dieses merkwürdigen Exemplars ist folgender: Am 16. Mai 1898 erhielt ich vom Tierhändler JUL. REICHELT-Berlin ein Pärchen Geburts-

helferkröten, welches im selben Frühjahr bei Freiburg im Breisgau gefangen worden war. Am 18. Mai sah ich bereits das Weibchen von seinem Männchen eines aus 33 Eiern bestehenden Laichsatzes entbunden werden, welchen ich diesem zunächst zur Pflege überließ.

Bevor die Embryonen jedoch zum Ausschlüpfen reif geworden waren, auf einem Stadium, welches durch den Besitz stattlicher äußerer Kiemen ausgezeichnet ist, befreite ich jene aus dem Ei, indem ich die Hülle sorgfältig mit Hilfe einer feinen, spitzen und scharfen Schere aufschnitt und ablöste. Dies geschah am 1. und 2. Juni. Auf diese Weise war dem neotenischen Exemplar, von welchem ich jetzt berichten will und das aus eben diesem Laichsatz stammte, schon von frühester Jugend auf Gelegenheit geboten, sich dem aquatilen Aufenthalt ganz besonders gut anzupassen. Nur 5 von 33 operativ gewonnenen Larven erwiesen sich als lebensfähig, die übrigen gingen zugrunde.

Trotzdem die langen, zart verzweigten Kiemen, deren je eine sich an jeder Kopfseite befindet, nur ganz kurze Zeit funktionieren und schon nach wenig Tagen den inneren Kiemen weichen, beobachtete ich eine Umbildung der äußeren Fötalkieme in die äußere Larvalkieme, eine Adaption der ersteren, welche zur Respiration innerhalb des Eies dient, für die Atmung im Wasser. Diese Adaption vollzog sich genau unter den nämlichen Vorgängen, wie ich sie bei meinen Versuchen, Embryonen von *Salamandra atra* dem Uterus zu entnehmen und im Wasser aufzuziehen, beschrieben habe [42, S. 202ff.]: zunächst war eine starke Verkürzung der Fötalkieme zu bemerken, welche entweder durch reine Resorption hervorgebracht wurde, oder nebstbei dadurch, daß sie sich von der Spitze aus nach innen einrollt, spröde wird und stückchenweise abbröckelt. Dieses wie »brandige« Abfallen in Verbindung mit Resorption hat VOGT [65, S. 91] auch bei regulärer Entwicklung der *Alytes*-Embryonen beobachtet, sobald im Ei die äußeren Kiemen den inneren Platz machen; während hier aber zu jenem Zeitpunkte die ganzen äußeren Kiemen absterben — wenigstens laut VOGT; HÉRON-ROYER [32, S. 414] gibt an, daß sie persistieren und nur, indem sie sich unter die Haut zurückziehen, zu inneren Kiemen werden —, geschieht es im Wasser zuvörderst nur mit den distalen Enden. Die stehengebliebenen Stücke erhalten dickeres Epithel, welches die ganze Kieme stärker, robuster, ferner reichlicheres Pigment, welches sie dunkel braungrau, statt, wie vorher, rosa oder beinahe farblos erscheinen läßt. Weiter nimmt der Reichtum an Blutgefäßen ab: die Wandung zahlreicher Capillargefäße

platzt, die Blutkörperchen treten scharenweise aus und zerfallen; beim Wiederverschluß der Blutbahn sind jene Capillargefäße ausgeschaltet. Schließlich gleichen die so zustande gekommenen Larvenkiemen von *Alytes* ganz denjenigen andrer junger Froschquappen.

Vom 10. zum 12. Juni verschwanden die äußeren Kiemen wieder, vom 3. bis 14. Oktober waren die Hinterbeine unter Differenzierung in Ober- und Unterschenkel, Fuß und Phalangen fertig entwickelt; die Vorderbeine kamen bei vier Larven am 8. und 20. April 1900, bei dem hauptsächlich in Rede stehenden Exemplar jedoch gar erst am 6. Mai 1902 zum Durchbruch, zu einer Zeit, in der seine Geschwister schon terrestrisch lebende Vollkröten geworden waren; ihre Metamorphose hatte nämlich am 21. und 30. September, 12. Oktober und 29. November 1900 stattgefunden, nachdem von ihnen zuvor eine Totallänge von 83 bis 90 mm erlangt worden war: dieser bedeutenden Körpergröße nach — normale Larven erreichen nur 40 bis 55 mm — und ihrer $2^1/_4$ bis $2^1/_2$jährigen Larvenperiode wegen, deren Abschluß sich der Norm gegenüber um mindestens 1 Jahr verzögert hat, sind jene vier Larven auch schon unter die neotenischen zu rechnen, bei dem fünften Exemplar jedoch ging die Neotenie viel weiter. Ich nahm an ihm noch mehrmals Messungen vor: am 1. Oktober 1900 hatte das Tier 88, am 1. April 1901 93, am 1. April 1902 104 mm Totallänge erreicht. Von da ab zeigte sich kein weiteres Wachstum, im Gegenteil, ein langsames Kürzerwerden, indem der mächtige, am 1. April 1902 59 mm lange, 24 mm breite Ruderschwanz allmählicher Resorption unterlag. Gelegentlich einer Häutung, welche am 17. Mai 1902 stattfand, wurde der hornige Kaulquappenschnabel abgeworfen und machte dem breitgespaltenen Froschmaul Platz. Überraschenderweise aber traten noch immer nicht die Hautdrüsen des ausgebildeten Tieres hervor: die Haut war um diese Zeit überall glatt und schleimig, nur sporadisch bewarzt, wogegen die Haut bei allen neotenischen Amphibienlarven, die ich bisher kennen gelernt hatte, auf vorgerückterem Stadium in Struktur und Farbe die Beschaffenheit der Imaginalhaut annimmt [70, S. 334; 42, S. 216]. Die Hautfarbe war hier gleichfalls noch längere Zeit diejenige, wie sie DE BEDRIAGA [3, S. 352] für verwandlungsreife *Alytes*-Larven beschreibt: oberseits dunkel aschgrau mit unregelmäßig zerstreuten dunklen Punkten, unterseits weißlichgrau mit metallisch glänzenden, gelblichweißen Sprenkeln, welche gegen die Medianlinie dicht zusammengedrängt erscheinen.

Am 15. Juni fand ich das Spiraculum geschlossen, so daß ich

jetzt auf baldige Umwandlung des Tieres in die Vollkröte gefaßt war. Bis gegen Ende Juni hin trat jedoch kein weiteres Anzeichen dafür ein, nur eine Veränderung im Benehmen des Tieres, welches, nach Verschluß des Spiraculums auf alleinige Lungenatmung angewiesen, öfter als bisher zur Oberfläche des Wassers kam, um Luft zu schnappen. Dabei betätigte es aber zunächst noch durchaus kein Bestreben, das Wasser überhaupt zu verlassen.

Ohne daß, wie bei andern in Metamorphose begriffenen Amphibien, einige Tage vorher starke negative Hydrotaxis eingetreten wäre, begab sich das Tier am 24. Juli 1902 wider Erwarten plötzlich ans Land, trotzdem der Schwanz noch eine ansehnliche Länge und breiten Flossensaum besaß; seine weitere Resorption ging aber jetzt schnell von statten: am 30. Juli war nur noch ein kurzer kegelförmiger Stummel davon wahrzunehmen.

Es ist ausdrücklich zu bemerken, daß keinerlei äußere Faktoren angewendet wurden (wenigstens nicht in zielbewußter Absicht), um bei allen Larven aus dem am 18. Mai 1898 zur Welt gekommenen Laiche Neotenie hervorzurufen. Auch bei jenem besonders beschriebenen Exemplar, welches seine Geschwister um etwa $2^1/_4$ Jahre in der Larvenform überlebt, seine Artgenossen hierin um etwa 3 Jahre übertroffen und im ganzen 4 Jahre und 2 Monate als Kaulquappe zugebracht hatte, war dies nicht der Fall gewesen. Man wird die auffällige Erscheinung daher einzig und allein dem Umstand zuschreiben dürfen, daß die Larven, statt bis zu einem verhältnismäßig vorgerückten Stadium zur Nachreife noch im Ei zu bleiben, durch operativen Eingriff schon bedeutend früher ins Wasser gelangten; und um so mehr wird dies die richtige Annahme sein, als meine Erfahrung sich ja noch auf weitere, vorzeitig aus dem Ei genommene Larven aus andern Laichballen von andern Eltern erstreckt, welche Larven ebenfalls ausnahmslos partiell neotenisch wurden, wenn auch in keinem einzigen Falle mehr in solchem Ausmaß, wie bei dem Exemplar, dessen postembryonale Entwicklung bis zur Metamorphose ich geschildert habe. Wir haben also hier die analoge Erfahrung vor uns, wie ich sie schon früher an Erdsalamandern gemacht habe: zu früh geborene, noch mit Kiemen versehene Junge vom Alpensalamander eignen sich am besten zu Neotenieversuchen [42, S. 216], desgleichen Feuersalamanderlarven aus Eiern, die im wassererfüllten Bruttrog, außerhalb des Mutterleibes gezeitigt wurden [l. c., S. 240].

Héron-Royer machte schlechte Erfahrungen, als er *Alytes*-Larven, die noch ihre äußeren Kiemen trugen, aus dem Ei nahm:

»Wenn man eine von diesen Larven ins Wasser setzt, wird man sie fast augenblicklich sterben sehen; in Fortführung dieses Versuches kann man sich vergewissern, daß sie in der Flüssigkeit erst leben können, bis die Kiemendeckel sich gebildet haben« [33, S. 425]. Es ist richtig, daß die künstlich befreiten Quappen kiementragenden Stadiums sehr zart sind und daß viele diese Operation nicht überstehen; auch mir gingen, wie oben erwähnt, eine Menge zugrunde, was aber nicht ausschließt, daß der Versuch mit einem kleinen Prozentsatz schließlich doch gelingt und bemerkenswerte Resultate liefert. Wenn ich die Worte WIEDERSHEIMS [68] und BRUNKS [12], welche berichten, daß ECKER die ihnen zugesandten *Alytes*-Larven »aus dem Ei gelöst« habe, richtig verstehe, ist das eben geschilderte Experiment, schon bevor es mir gelungen war, von ECKER glücklich durchgeführt worden, uud die von WIEDERSHEIM und BRUNK an den zitierten Stellen beschriebenen Neoteniefälle erhalten dadurch mit einem Male eine ganz neue Erklärung; denn die beiden Beobachtern vorliegenden Larven wurden unter Bedingungen gehalten, die dem rechtzeitigen Eintritt der Metamorphose in nichts hinderlich sind, bekamen ausreichende Wärme und sogar Gelegenheit, sich außer Wasser zu begeben. Der Umstand, daß die BRUNKschen Larven nur mit Algen gefüttert wurden, von BRUNK als Ursache ihrer Neotenie angesehen, würde meinen Erfahrungen nach an und für sich nicht ausgereicht haben, die Tiere $2^1/_2$ Jahre von der Umwandlung zurückzuhalten, sondern kann höchstens in zweiter Linie dazu beigetragen haben.

Wenn wir in den Larven nicht dadurch, daß wir sie von einem frühen Stadium an im Wasser heranreifen lassen, eine Veranlagung zur Neotenie erwecken, so können sie auch durch einfache äußere Faktoren dazu gezwungen werden, lange Zeit im Larvenzustande zu bleiben.

Unter diesen Faktoren lernte ich neuerdings die Dunkelheit als einen der wirksamsten kennen. Sowohl ganz im Finstern gehaltene Larven (es gilt allgemein, nicht bloß von *Alytes*, nicht bloß von Amphibienlarven), als auch solche, die zwar Oberlicht bekommen, aber in dunkelwandigen Gefäßen, auf dunklem Grunde gehalten werden, neigen in außergewöhnlicher Weise zur Verlängerung ihres Quappenlebens.

Nebenbei bestätigten sich meine früheren Erfahrungen an Salamanderlarven nunmehr auch an *Alytes*, daß nämlich Luftreichtum und niedrige Temperatur des Wassers zur Konservierung des

Larvenzustandes vieles beitragen. Deshalb empfiehlt sich für die technische Anlage von Neotenieversuchen ein steter Durchfluß frischen Leitungswassers nebst gleichzeitiger Durchlüftung. Die Wirkung dieser Mittel, das Wasser kühl und luftgeschwängert zu erhalten, verwandelt sich jedoch, soweit es die Neotenie anlangt, leicht ins Gegenteil, wenn Luft- und Wasserzufuhr so stark werden, daß ein merkbarer Strom, gegen den die Quappen anzukämpfen haben[1]), oder gar ein Wirbel entsteht. Durch dieses dann neu hinzutretende mechanische Agens wird die Metamorphose beschleunigt herbeigeführt, ein Befund, der sich übrigens nicht sowohl auf Amphibienlarven, sondern auch auf Insektenlarven erstreckt. Er steht im besten Einklang mit den Beobachtungen von POWERS an Larven von *Amblystoma tigrinum*, wonach starke Beunruhigung der Tiere baldigen Eintritt der Metamorphose auslöst [56, S. 390 oben, S. 401]; der genannte Forscher faßt dieses bisher wenig gewürdigte Phänomen jedenfalls mit Recht dahin auf, daß der anabolische Zustand infolge der Beunruhigung in den katabolischen übergeht, der in weiterer Folge die Resorption der larvalen Hautanhängsel, der Flossensäume, der Kiemen, herbeiführt. Der Widerspruch in den Feststellungen von POWERS und mir zu den Befunden von BARFURTH [1, S. 22] und PFLÜGER [55, S. 144]: »Ruhe kürzt die Verwandlung ab«, ist wohl nur ein scheinbarer; ich habe nämlich bemerkt, daß der eigentliche Umwandlungsprozeß eines zur Metamorphose schon reifen Tieres, also die Verwandlung im engeren Sinne, allerdings etwas rascher vor sich geht, wenn sich das Tier in ruhiger Umgebung befindet, wogegen positive mechanische Agentien den Beginn des Prozesses bedeutend näherrücken und die Gesamtentwicklung hierdurch alles in allem schneller zur Vollendung bringen.

Im Vergleich zu all diesen Faktoren spielt es in bezug auf die Metamorphose gar keine Rolle, ob der Wasserstand hoch oder niedrig, das Ufer flach oder steil ist, und ob die Tiere in weiterer Konsequenz hiervon zur Zeit der Verwandlungsreife leicht aus dem Wasser herauskönnen oder nicht. Sie verwandeln sich, wenn kein andrer Faktor sie daran verhindert, ohne Rücksicht auf Wasser-

[1]) Kaulquappen zeigen stets das Bestreben, stromaufwärts zu schwimmen, und stellen sich daher mit dem Kopf entgegen der Strömung ein. Ich habe diese Bewegungstendenz in meiner vorigen größeren Arbeit [43, Seite 152 und 157] als »Negative Rheotaxis« angesprochen. Es dürfte aber korrekter sein, die Erscheinung »Positive Rheotaxis« zu nennen, da man nach DAVENPORT [14, Seite 108] unter positiver Taxis die Bewegungsrichtung zur Reizquelle hin versteht.

tiefe und Möglichkeit des Entrinnens zur regelrechten Zeit, obschon sie sich nicht ans trockene Land zu begeben vermögen, und sie erleiden dann eben den Tod durch Ertrinken, der Verwandlungstrieb jedoch bleibt ungehemmt. Dies erscheint konträr mit verläßlichen Beobachtungen aus dem Freileben [66, 70], wo neotenische Amphibienlarven besonders häufig in tiefen, steiluferigen Gewässern gefunden werden. Ich bin aber sehr geneigt, nicht die Tiefe und Steiluferigkeit hier als wirklich ausschlaggebend anzusehen, sondern habe auf der Basis eigner Beobachtungen triftigen Grund zur Annahme, daß die experimentell gefundenen Faktoren auch an den natürlichen Aufenthalten neotenischer Larven die in Wahrheit schuldtragenden Ursachen für die Verzögerung abgeben: Dunkelheit, gleichmäßig kühle Temperatur fast ohne alle Schwankungen, immerwährend starre Ruhe des Mediums, gleichmäßige Ernährung, da die übrigen, so gleichmäßigen Bedingungen die periodischen Veränderungen des Planktons verringern, auch ein Zusammendrängen und darauffolgendes massenhaftes Absterben kleiner Tiere beim Austrocknen nicht vorkommen kann, das sind lauter Eigenschaften, die stehenden Gewässern von bedeutender Tiefe als Charakteristika zugesprochen werden müssen. Enge Brunnen und Zisternen, nur zeitweise spärlichem Oberlicht zugänglich, wenn Menschenhand den Deckel entfernt, — Waldtümpel mit einem Grund, den vermoderte Blätter u. dgl. verdunkeln, endlich Sümpfe auf schwarzem Moorboden — sie brauchen durchaus nicht tief zu sein, die Dunkelheit genügt! — sind daher die sichersten und ergiebigsten Fundstellen neotenischer Amphibienlarven.

Hat man es in der Hand, vermittels Dunkelheit, Kälte und hohen Luftgehalt die Larvenperiode beträchtlich zu verlängern, so versteht es sich beinahe von selbst, daß es auch gelingen muß, sie durch Anwendung der entgegengesetzten Faktoren, nämlich Licht, Wärme und Luftarmut fast beliebig zu verkürzen. Ferner wirken beschleunigend: reichliche Fütterung (Mästung) im ersten Lebensalter und darauffolgendes plötzliches Hungernlassen im bereits vierbeinigen Stadium [1, 2, 70, 56, 42, 43]; mehr oder weniger ausgedehnte Verletzungen, z. B. Amputationen gelegentlich von Regenerationsversuchen [43, S. 175, 176 ff.]; schließlich, wie oben bemerkt, unruhiges Wasser, ein starker Luft- oder Wasserstrom, der eine Art Wirbel erregt.

Durch möglichst gesteigertes Zusammenwirkenlassen aller aufgezählten beschleunigenden Faktoren habe ich *Alytes*-Larven ihre gesamte postembryonale Entwicklung vom Auskriechen aus dem Ei

bis zur Metamorphose in die Vollkröte, wozu sie doch sonst ein volles Jahr, mindestens aber ein halbes Jahr benötigen, schon innerhalb von sechs Wochen vollenden gesehen! Ähnliches erfuhr HARTMANN [28]: »Eine Laune wollte«, so schreibt dieser treffliche Beobachter, »daß ich etwa am 10. Mai in ein 96 Kubikmeter großes Freilandaquarium, welches durch Mistbeetfenster auf diejenige Temperatur gebracht wird, daß alle möglichen exotischen Nymphäen darin gezüchtet werden ...., ein Dutzend am 1. Mai ausgefallene Krötenlarven[1]) brachte. Wer beschreibt mein Erstaunen, als ich am 11. Juni einige Larven herausfing, die schon die Ansätze der Hinterbeine erkennen ließen und so groß waren, wie ich sie überhaupt selten gesehen habe. Während meine gleichaltrigen, im Hause befindlichen, armselige Lärvchen sind, etwa 3 cm lang und $2^1/_2$ bis 3 mm breit, sind die Warmwasserlarven 8, 9 und 10 cm lang und 2 cm breit. Die Wärme des Wassers betrug schon bis zu 29 Grad R. und war nie unter 18 Grad R. Die Geburtshelferkröten wandern bekanntlich aus dem Süden allmählich nach Norden. Dies bringt mich auf die Idee, daß sie dort, wo sie herstammen, ebenso wie alle andern Kröten, nur einen Sommer zur vollen Entwicklung gebrauchen; und daß sie bei uns in diese Rolle wieder hineinfallen, wenn sie die Wasserwärme ihres Heimatlandes wiederfinden.«

Daß als Ursache der raschen Entwicklung bei den HARTMANNschen Warmwasserlarven die erhöhte Temperatur anzusehen ist, darüber kann kein Zweifel bestehen; hingegen dürfte die andre Schlußfolgerung, betreffend Annahme des Urvaterlandes von *Alytes* im Süden, zu fallen haben. Schon im Versuch Nr. 4, auf S. 72 habe ich — dort mehr vom systematischen und zoogeographischen Standpunkt aus — die Unmöglichkeit dargelegt, Südeuropa als Anfangs- und Ausgangsheimat des Feßlers nachzuweisen; jedenfalls darf die lange Dauer der Postembryonalentwicklung dieser Anurengattung nicht als Argument hierfür vorgebracht werden. Es ist wahr, die genannte Auffassung liegt nahe, wenn man sieht, daß Wärme den Entwicklungsgang so sehr beschleunigt, Kälte ihn verlangsamt; streng genommen aber folgt daraus noch nicht, daß immer nur und hauptsächlich der Wärmemangel schuld sein muß, wenn die Larven im Freileben abweichend von allen andern Gattungen der ungeschwänzten Lurche in der Regel ein Jahr brauchen, bis sie sich zu Jungkröten ausgebildet haben. Man müßte, wenn dies zutreffend wäre,

[1]) Es sind Larven von *Alytes obstetricans* gemeint. Anm. d. Verf.

vor allem erwarten, daß andre Anuren, deren Verbreitungsgebiet sich gleich dem des Feßlers aus sehr warmen bis in gemäßigte und kalte Klimate erstreckt, z. B. Laub- und Wasserfrosch, Erd- und Wechselkröte und viele andre, sich ebenso verhalten, zumal deren Entwicklungsgeschwindigkeit gegen Temperaturschwankungen ausnahmslos und in etwa gleichem Maßstabe wie bei *Alytes* empfindlich und verschiebbar ist. Nichtsdestoweniger besteht im Freileben eine tiefe Kluft zwischen diesen und jenen: während all diese im Süd wie im Nord nur ein paar Wochen oder wenige Monate zur Erlangung ihrer endgültigen Gestalt beanspruchen (abgesehen von einzelnen Fällen der Überwinterung, die sich bei sämtlichen Arten und in sämtlichen geographischen Breitelagen zuweilen ereignen), legt die Feßlerkröte den nämlichen Weg hier wie dort erst im Laufe eines Vielfachen der ihren Ordnungsgenossen genügenden Entwicklungszeit zurück und ist selten vor, meist beträchtlich nach Ablauf von zwölf Monaten als fertiger Imago zu sehen. Überall bildet bei *Alytes* das Überwintern die Regel, das zeitigere Fertigwerden die Ausnahme.

Durch Aufzucht der aus dem vorigen Versuch (Nr. 4) stammenden Larven ist, wie ich hoffe, Klarheit darüber geschaffen, weshalb die Larven von *Alytes* nicht auch schon zugleich mit den andern Anurenlarven als ausgebildete Jungtiere das Wasser verlassen. Alle *Alytes*-Larven nämlich, ohne eine einzige Ausnahme, die aus submers gezeitigten Eiern ausgekrochen waren (im ganzen 348 Stück aus verschiedenen Bruten verschiedener Jahre, von verschiedenen Eltern verschiedener Fundorte), absolvierten ihre postembryonale Entwicklung bereits im Laufe des der Eiablage unmittelbar folgenden Sommers, und dies ohne Anwendung irgend welcher von denjenigen äußeren Faktoren, die oben als entwicklungsbeschleunigend aufgezählt worden sind. Im Gegenteil, einmal auf das Phänomen aufmerksam geworden, bemühte ich mich, die betreffenden Larven unter möglichst normalen Umständen zu halten: manche setzte ich in kleine Zementbecken des Gartens, an Stellen, wo kühler Schatten alter Bäume die Sonnenstrahlen abhielt und so eine rasche Erwärmung und intensive Beleuchtung des Wassers verhinderte; auf andre Larven ließ ich sogar in gelindem Maßstabe verzögernde Faktoren einwirken. Das Resultat war aber immer das gleiche: die im Laufe des Mai aus Eiern, die sich seit ihrer Ablage unter Wasser befanden, zur Welt gekommenen Larven wurden im Laufe des August, spätestens in der ersten Hälfte des September, zu jungen Kröten. Hierdurch ist die Larvenentwicklung hinsichtlich Dauer und Jahreszeit recht genau auf jenes

Verhältnis gebracht, wie es ganz besonders für das Freileben des Laubfrosches (*Hyla arborea*) zutrifft.

Also wenn das Ei den typischen Existenzbedingungen des Anurenlaiches gemäß behandelt, bzw. dem Primärmedium des Amphibienlaiches zurückgegeben wird, verschwindet auch bei der aus ihm ihren Ursprung nehmenden Larve der sie gegenüber der Entwicklung andrer Anurenlarven auszeichnende Unterschied. Demnach ist wahrscheinlich umgekehrt der Umstand, daß die Embryonalentwicklung von *Alytes* sich sonst auf dem Lande, in dem vom Anurenei erst sekundär erworbenen Luftmedium vollzieht, für die lange Postembryonalentwicklung der *Alytes*-Larve als ursächlich anzusprechen. So stellt sich uns die Überzeit des Wasserlebens bei der *Alytes*-Larve gewissermaßen als eine Kompensation dafür dar, daß das *Alytes*-Ei in einer trockenen Umgebung, die für dasselbe in seiner Eigenschaft als Batrachierei atypisch ist, ausharren muß. Die Richtigkeit dieser meiner Vermutung wurde mir jedoch erst dann zur überzeugenden Gewißheit, als ich durch Vermittlung meines Versuches Nr. 10 die Erfahrung machte, daß Laubfroscheier, auf dem Trockenen gezeitigt, Larven liefern, die zu ihrer Entwicklung in den Frosch ein volles Jahr oder darüber gebrauchen.

6. Versuch: **Aufzucht der Alytes-Larven außerhalb des Wassers, auf feuchtem Boden; Regenerationsversuch an solchen Larven.** — Bei meinem Versuche Nr. 3 (Zeitigung der Eier ohne Brutpflege des Vaters, auf dem Lande) erwähnte ich, wie es auch im Freileben mitunter passiert, daß die Männchen ihre Eierballen vorzeitig verlieren. Wir haben das Schicksal der verwaisten Eier bis zum Ausschlüpfen der Larven verfolgt und gesehen, daß erstens die Embryonen sich unbeschadet dessen, daß sie von ihren Erzeugern nicht mehr behütet werden, normal entwickeln, zweitens daß sie die Eihüllen zu verlassen vermögen, auch ohne daß letztere vorher im Wasser aufgeweicht wurden.

Wie aber ergeht es den an unrechter Stelle, auf dem Trockenen nämlich, ausgeschlüpften Larven? Hartmanns Beantwortung dieses Problems wurde bereits zitiert [26]: »... Die Larven verlassen die Eihüllen zur richtigen Zeit, aber da sie in einem verkehrten Element das Licht der Welt erblicken, so gehen sie auch sofort, nachdem sie es erblickt haben, ein,« — und in seiner zweiten Arbeit [28]: »Jeder in der Natur auf dem Lande abgestreifte Eierballen geht zugrunde; die Tiere reifen, fallen aus, aber eben nicht ins Wasser.«

In den meisten Fällen wird sich dies wohl tatsächlich so zutragen. Nur das Wörtchen »sofort« in dem ersten Satze muß ich auf Grund meiner Versuche beanstanden. Die Larven widerstehen, wie ich gleich vorausschicken will, eine ziemliche Zeit hindurch dem Wassermangel, falls sie nur einen bescheidenen Grad von Bodenfeuchtigkeit zur Verfügung haben. Es ist nicht undenkbar, daß sie in manchen Fällen doch noch ins Wasser gelangen und ihre Entwicklung dort zum gedeihlichen Ende bringen können, wenn der Verlust des Eierballens an einer hierzu geeigneten Stelle stattgefunden hat.

Schon Fischer-Sigwart [21, S. 28] veröffentlicht diesbezügliche Erfahrungen: »Am 7. Juni abends fand sich im Behälter der Geburtshelferkröten in einem nur wenig feuchten Teller noch lebend eine weitere Kaulquappe von der letzten Brut, die also hier über 24 Stunden ohne Wasser, fast im Trockenen, zugebracht hatte. Von ihr ausgeführte rasche, wirbelnde Bewegungen, wobei sie ähnlich aussah, wie ein Tropfen Wasser, der beim Leidenfrostschen Versuche auf der glühenden Eisenplatte herumwirbelt, hatten meine Aufmerksamkeit auf sich gezogen. Es ist hieraus ersichtlich, daß diese Quappen zu ihrer Existenz sehr wenig Wasser brauchen, daß sie sogar bei zeitweisem gänzlichen Wassermangel nicht so leicht umkommen, so lange wenigstens noch eine Spur von Feuchtigkeit vorhanden ist.« Viel später, als die Larven schon bedeutend größer geworden und ans Wasserleben gewöhnt waren, ereignete sich abermals ein Zwischenfall, der den Beweis erbrachte, daß ihre Unempfindlichkeit gegen Trockenheit kaum geringer geworden sei: »Die Quappen der Geburtshelferkröte sind sehr widerstandsfähig und können nicht nur ohne Schaden lange außerhalb des Wassers leben, sondern sind auch gegen Verletzungen ziemlich unempfindlich. Am 16. November (1883) war das Wasser in der Versuchsschüssel ziemlich vermindert, weshalb sie wieder aufgefüllt werden mußte, und um das Auffüllen nicht so oft wiederholen zu müssen, wurde die Schüssel bis zum Rande gefüllt, wobei natürlich der Inhalt etwas getrübt wurde. Dies hatte den Bewohnern, wie es scheint, nicht behagt; denn in der darauffolgenden Nacht waren sie alle entwichen. Sie hatten sich über den Rand hinaus arbeiten können und keine einzige war mehr in der Schüssel zu finden. Erst mittags fand ich zufällig eine an einer feuchten Stelle am Boden, und bei weiterem Nachsuchen fanden sich noch vier vor, und zwar drei davon lebend, trotzdem sie $1^1/_2$ bis 2 m tief auf Stein hinuntergefallen waren und trotzdem sie nachher

noch stundenlang auf dem Trockenen oder doch an einer nur wenig feuchten Stelle hatten liegen müssen. Die übrigen hatten sich den feuchten Stellen und dem zwar schwachen Falle des Terrariums folgend bis zum Wasserablaufe arbeiten können; denn unweit der Stelle, wo die zurückgebliebenen lagen, floß etwas Wasser und der Ablauf führte sie durch die Dachrinne in einen Bach. Ihre Flucht mag also vollständig geglückt sein. Die drei lebenden und die tote wurden wieder in ihre Schüssel zurückversetzt, letztere um als Futter zu dienen. Jene erholten sich rasch vollständig und knabberten bald vergnügt an ihrer toten Gefährtin herum.«

An diese zufälligen Wahrnehmungen Fischer-Sigwarts knüpfe ich nun mit Aufstellung planmäßiger Versuche an:

Als technische Grundlage dient ein beliebiges seichtes Gefäß, z. B. eine irdene Keimschale oder eine Präparierschüssel, welche bis nahe zum oberen Rande mit feuchter Erde angefüllt wird. Am besten eignet sich gelbe, lehmige Wiesenerde, die man am bequemsten von Maulwurfshaufen wegholen kann; sie enthält nicht so viele faulende und schimmelnde Substanzen, entwickelt auch nicht so viel Säure, als schwarze Garten- und Walderde. Die Erde wird im Gefäß festgeknetet, die Oberfläche zu einer flachen, kreisförmigen Mulde gestaltet und sauber ausgeglättet. Die zur Aufzucht in dieser Erdmulde bestimmten Larven gelangen nun entweder dadurch hinein, daß man schon die Eierballen hinlegt und an Ort und Stelle ausfallen läßt, worauf die leeren Hüllen zu entfernen sind, oder daß man die in andern Zuchten ausgefallenen Larven sorgsam mit Hilfe eines Horn- oder Holzlöffels in die Mitte der Mulde überträgt. Hier werden sie mit einer Moosplatte zugedeckt. Erdboden und Moosdecke sind täglich zweimal, morgens und abends, tüchtig zu besprengen; auch über die Quappen selbst darf der feine Sprühregen des Zerstäubers dann und wann hinwegbrausen, indem man die Moosdecke zu diesem Behufe ein wenig aufhebt. Bei dieser Gelegenheit werden gleich die beiden außerdem noch zu bewerkstelligenden Pflege-Handgriffe erledigt, nämlich erstens die Fütterung und zweitens die Herausnahme etwaiger Kadaver.

Die Fütterung bereitete mir anfangs nicht geringe Verlegenheit, da ich sie gemäß dem bei Ernährung der im Wasser befindlichen Larven gehandhabten Prinzip vornehmen zu müssen glaubte: ich legte zeitweise etwas frische, grüne Fadenalgen stehender Süßgewässer (besonders *Spirogyra* und *Cladophora*), ferner Stückchen roher Leber oder rohen Fleisches, welch letzteres vor Gebrauch gründlich weichzuklopfen ist, zwischen die Quappen. Allein Fleisch und Leber gingen allzu rasch in Fäulnis über, und trotzdem ich nie etwas länger als 24 Stunden liegen ließ, gelang es doch nicht, alle Überbleibsel so vollständig zu entfernen, daß ein übler Geruch und in weiterer Folge solcher Unreinlichkeit ein massenhaftes Absterben der Quappen vermieden worden wäre; die Süßwasseralgen hingegen verdorrten allzu rasch, was zwar umgangen wurde, indem ich bei günstiger Gelegenheit die außerhalb des Wassers auf feuchtem Boden gedeihenden Schleimalgen (*Nostoc*) an ihre Stelle setzte, mit ihnen jedoch nicht auslangte, zumal die Quappen sich mit vegetabilischer Kost allein nicht begnügten. Demnach mußte ich ein Kunstfutter ausfindig machen und verfiel auf Oblaten

und zu Schaum geschlagenes Eiweiß, welches Nahrungsmittel, in sparsamen Mengen verabreicht, sich als durchaus befriedigend bewährte.

Ob unter den Kaulquappen Tote vorhanden sind, davon überzeugt man sich am ehesten durch den Geruchssinn, indem eingegangene Froschlarven, da sie unverhältnismäßig viel Darminhalt zu beherbergen pflegen und eine sehr wenig konsistente Körperbeschaffenheit haben, sehr schnell in Verwesung übergehen. Das Herausfinden der Toten gelingt, indem man die einzelnen Tierchen, soweit sie gerade regungslos daliegen, mit einem Stäbchen sachte anstößt, auf welche Berührung die Lebendigen durch lebhaftes Zappeln reagieren. Nach Erlangung einiger Übung erkennt man tote Kaulquappen selbst inmitten eines großen Haufens noch sehr kleiner Geschwister ohne weiteres an der Formveränderung, welche Hand in Hand mit der Auflösung des kleinen, weichen Leichnams sehr bald und deutlich ins Auge fällt.

Die größte Gefahr, der die außer Wasser aufgezogene Kaulquappenbrut ausgesetzt ist, besteht in folgendem: an denjenigen Körperpartien, welche am meisten mit der Luft in Berührung kommen und die daher am ehesten dem Abtrocknen unterliegen (also namentlich auf der Oberseite), wird die zarte Haut leicht spröde und springt auf. Die geringste Unreinlichkeit reicht dann hin, um die so entstandene Wunde zu infizieren; bei älteren Larven, in deren Integument bereits Drüsen funktionieren, tritt noch die gegenseitige giftige Einwirkung des reichlich abgesonderten Hautdrüsenschleimes auf die offenen Stellen hinzu, so daß eine unaufhaltsame Epidemie um sich greift. Die von ihr befallenen Tiere sterben in kurzer Zeit: in Anbetracht ihrer hinfälligen Körperbeschaffenheit ist mit Gegenmitteln, wie man sie bei ähnlichen Erkrankungen erwachsener Lurche erfolgreich anwenden kann [41, Seite 247; 42, Seite 183], nichts auszurichten. Das beste Verhütungsmittel aber besteht darin, das Ganze stets gleichmäßig feucht zu erhalten, die Erde unter, die Moosplatte über den Tieren. Dadurch, daß sich der ganze Haufen von Kaulquappen immerwährend dicht zusammenhält und eng aneinanderdrängt, bleibt auch zwischen ihnen stets ein ziemlich bedeutender Grad von Feuchtigkeit erhalten. Man erkennt dies am deutlichsten beim Aufheben der Decke, weil dann der gestörte Kaulquappenklumpen heftig durcheinander und auseinander wimmelt und so in die Beschaffenheit seines Centrums Einblick gewährt. Wird jeder Futterüberrest sorgsam entfernt und die Moosdecke, wenn sie nicht mehr ihre ursprüngliche frischgrüne Färbung bewahrt, gegen eine neue ausgetauscht, so wird man einen zum Gelingen des Versuches hinreichenden Prozentsatz der Larven gewiß groß bekommen.

Es ist nun eine Reihe von Entwicklungsmomenten, morphologischen und physiologischen Erscheinungen zu erwähnen, worin sich die außerhalb des Wassers aufgezogenen *Alytes*-Larven von ihren im Wasser heranwachsenden Artgenossen unterscheiden. Ich will des kürzeren Ausdrucks wegen die ersteren immer als Landlarven, die letzteren als Wasserlarven bezeichnen.

Die Landlarven besitzen stets einen etwas schmäleren Schwanz als die gleichzeitig gepflegten Wasserlarven; es entwickelt sich nämlich der beim Rudern so wichtige Flossensaum auf dem Trockenen nicht so breit. Schon die Wasserlarven besitzen, wie Héron-Royer

und VAN BAMBEKE [36, S. 288] hervorheben, im Verhältnis zu andern Kaulquappen schmale Hautbesäumungen des Schwanzes, und nach Abbildungen BOULENGERS [6, pl. XLVII, fig. 7, 8; 8, pl. I, fig. 5, 6] zu schließen, gilt dies für die Larven von *Alytes obstetricans* var. *Boscae* und *A. Cisternasi* mehr als für *Alytes obstetricans* forma *typica*; noch besser jedoch tritt das Merkmal bei den Landlarven hervor.

Die Muskelpartie des Schwanzes läßt bei den Landlarven die seitlich zusammengedrückte Ruderform weniger zum Ausdrucke kommen, als bei den Wasserlarven. Auch dieses Kennzeichen ist bis zu einem gewissen Grade im Unterschiede von andern Quappen schon den Wasserlarven von *Alytes* eigen (HÉRON-ROYER und VAN BAMBEKE [36, S. 288]: »Queue assez épaisse«), um sich abermals bei den Landlarven noch etwas zu steigern. Bei letzteren erinnert der Schwanz in seiner kantigen Parallelepipedform in etwas an denjenigen gewisser Urodelen, z. B. einiger *Amblystoma*-Arten, wo der Schwanz noch nicht völlig die drehrunde Gestalt wie bei einem echten Landmolch, z. B. *Salamandra*, angenommen, aber auch die dezidierte Rudergestalt, wie bei den Wassermolchen, bereits aufgegeben hat.

Viel früher als bei den Wasserlarven gelangen bei den Landlarven die Hautdrüsen zur Entwicklung und zur Ausübung einer lebhaften secretorischen Tätigkeit. Der Reichtum an Drüsen ist es hauptsächlich, der die Landlarven in den Stand setzt, durch reichliche Schleimabsonderung zur Erhaltung der Feuchtigkeit beizutragen.

Das Integument der *Alytes*-Larven ist schon normalerweise etwas dicker als dasjenige andrer Anurenlarven; FISCHER-SIGWART [21] hat diese Tatsache für die Bauchseite der Larven hervorgehoben. Bei den Landlarven jedoch erfährt das Epithel der gesamten Oberhaut eine abermalige Verdickung, wie schon am frischen Gewebe, an einfach mit dem Rasiermesser durch den ganzen Larvenrumpf geführten Querschnitten unter dem Mikroskop deutlich wahrzunehmen ist.

Ferner ist hervorzuheben, daß die Lungen sich bei den Landlarven viel eher anlegen, rascher an Umfang zunehmen und durch ihre wabige Architektur Übereinstimmung mit der Lunge des ausgebildeten Tieres bekommen, als bei den Wasserlarven; doch ist die Kiemenatmung bei den Landlarven keineswegs ganz aufgehoben: es bleibt, um sie neben der noch wichtigeren Hautatmung und vielleicht einer Darmatmung auszuüben, immerhin genug Feuchtigkeit übrig. Unter der Haut, welche die inneren Kiemen bedeckt, sind stets ein paar Wassertropfen vorhanden, welche bei sanftem Druck gegen das

Spiraculum hin herausquellen. Die Kiemenhöhle der Kaulquappen besitzt also, ähnlich derjenigen vieler Krebse und Fische, die Fähigkeit, in Fällen der Not kleine Vorräte an Atemwasser längere Zeit in sich aufzubewahren.

Es war mir möglich, die Larven auf dem Lande bis zu einer Totallänge von 51 mm und bis zum deutlichen Entstehen kleiner Hinterbeine zu ziehen. Eine solche Larve, im Alter von 29 Tagen, ist auf Taf. V Fig. 5 abgebildet. Über diese Zeit hinaus gelang die Aufzucht nicht, da die große Sterblichkeit, welche trotz sorgfältigster Behandlung unter Larven jenes Stadiums herrscht, ein weiteres Belassen derselben auf dem Lande unmöglich macht. Sie müssen, sollen sie am Leben bleiben, spätestens mit Erreichung der abgebildeten Entwicklungsstufe ins Wasser übergeführt werden.

Hier, im wiedergewonnenen Normalmedium der Larven, zeigt sich schließlich noch eine weitere, merkwürdige Entwicklungserscheinung, die sich auf eine Nachwirkung des vorausgegangenen Trockenlebens zurückführen läßt. Es tritt die Metamorphose sehr beschleunigt ein: Kaulquappen, welche nach ihrem Ausschlüpfen aus dem Ei einige Zeit außer Wasser zugebracht haben, vollenden ihre postembryonale Entwicklung stets in kürzerer Dauer, als Wasserlarven, die sonst unter gleichen Bedingungen gehalten werden. Die Zeit des Trockenlebens ist invers proportional zur Dauer des ganzen Larvenlebens: je länger eine Larve nach Verlassen des Eies außer Wasser ausgehalten hatte, desto rascher tritt nachher ihre Metamorphose ein. Solche Larven wie in Figur 5, die 4 Wochen außer Wasser verlebt hatten, sind weitere 4 Wochen nachher schon metamorphosiert. Derart früh umgewandelte Geburtshelferkröten sind stets kleiner als die zur normalen Zeit — d. i. für *Alytes* etwa ein Jahr — ausgebildeten. Diese haben 22 bis 25 mm (s. Fig. 4), jene nur 19 bis 20 mm Länge von der Schnauzenspitze bis zum Steiß.

Die Beschleunigung der ganzen Entwicklung äußert sich besonders auffallend, ja man kann sagen monströs, durch das ungemein verfrühte Abwerfen der Hornkiefer und gleichzeitige Auftreten des breitgespaltenen Froschmaules. Während dieses Vorzeichen einer baldigst eintretenden Metamorphose bei den Froschlarven sonst erst dann eintritt, wenn sie schon die vier Extremitäten erlangt haben, geschieht es im vorliegenden Falle schon vor Durchbruch der vorderen Extremitäten. Entsprechend dem verfrühten Auftreten des definitiven Kieferbaues ist auch eine frühreife Änderung der Ernährungsart zu beobachten. Die Nahrung der Larven besteht nach Abwerfen der

Hornkiefer nicht mehr, wie bei regulären Kaulquappen gleichen Alters, aus Aas und Algen, sondern wie bei ausgebildeten Froschlurchen aus lebenden Insekten und Würmern; raubtiergleich beschleichen sie vorsichtig unter Wasser die Beute, um sie dann mit heftigem Vorstoß plötzlich zu packen und gierig zu verschlingen. Da die Kiefer noch sehr schwach sind, helfen sich die Larven vor Erscheinen der Vordergliedmaßen durch Anstemmen des Kopfes gegen einen festen Gegenstand, Stein oder Glaswand; nach dem Erscheinen der Vordergliedmaßen stopfen sie größere Bissen mit Hilfe der letzteren, abwechselnd mit der linken und mit der rechten, in den Schlund, genau wie es später die Vollkröten tun. Das ganze Wesen hat somit, wie aus dieser einzigen Beobachtung erhellt, nicht die geringste Ähnlichkeit mehr mit dem Gebahren einer Kaulquappe, obschon das Larvenleben dann noch wenige Wochen andauern, ja sogar durch Anwendung geeigneter äußerer Faktoren, wie sie im 5. Versuch besprochen wurden, abermals beträchtlich verlängert werden kann, das Spiraculum während dieser Zeit offen bleibt und der im Laufe des Trockenlebens ziemlich schmal gewordene Ruderschwanz sich ausgiebig verbreitert.

Durch all diese Beobachtungen ist dargetan, daß die Landlarven von *Alytes obstetricans* sich in außerordentlichem Grade derjenigen Art und Weise der Kaulquappenentwicklung angenähert haben, wie sie von HENSEL [29, S. 129] hinsichtlich eines in Brasilien und Paraguay lebenden Frosches, des Schnurrbartpfeifers (*Leptodactylus mystacinus* Burmeister = *Cystignathus mystaceus* Spix) beschrieben wird: »Er geht niemals ins Wasser..., daher laicht er auch nicht in den Pfützen selbst, sondern macht in ihrer Nähe, aber immer noch innerhalb der Grenzen, bis zu denen das Wasser nach heftigen Regengüssen steigen kann, unter Steinen, faulenden Baumstämmen usw. eine Höhlung ungefähr so groß wie ein gewöhnlicher Tassenkopf. Diese füllt er mit einem weißen zähen Schaume aus, der die größte Ähnlichkeit mit recht festem Schaume aus geschlagenem Eiweiß hat. In der Mitte dieser Schaummasse befinden sich die fahlgelben Eier. Die jungen Larven besitzen zuerst die Farbe der Eier und zeigen äußere Kiemen, werden jedoch bald auf der Oberseite dunkler und später grünlichbraun, unten grauweiß, fast silberweiß, so daß sie in ihrem Habitus den Larven der *Rana esculenta* nicht unähnlich sind, nur scheint bei ihnen die Schwanzflosse nicht ganz so stark entwickelt zu sein. Steigt das Wasser der Pfütze bis an das Nest, so begeben sie sich

in jene und unterscheiden sich ferner in der Lebensweise nicht von den Larven andrer Batrachier; nur bemerkt man schon jetzt an ihnen eine reichlichere Schleimabsonderung und eine wahrscheinlich damit zusammenhängende größere Lebenszähigkeit. Trocknen nämlich die flachen Pfützen infolge eines Regenmangels vollständig aus, so sterben die Larven der übrigen Batrachier, nur die des *C. mystaceus* ziehen sich unter schützende Gegenstände, Bretter, Baumstämme usw. zurück und bleiben klumpenweise zusammengeballt liegen, um die Rückkehr des Regens abzuwarten. Hebt man den bergenden Gegenstand in die Höhe, so wimmelt der ganze Haufen durcheinander, und man sieht, daß er sich immer noch eines ziemlichen Grades von Feuchtigkeit zu erfreuen hatte. Je größer die Larven in den Nestern werden, um so mehr schwindet der Schaum, der ihnen zur Nahrung dient. Ob sie aber jemals, ohne ins Wasser gelangt zu sein, in ihren Nestern oder später nach Vertrocknung der Pfützen in ihren Zufluchtsörtern eine vollständige Metamorphose durchmachen können, habe ich nicht beobachtet, doch dürfte es kaum anzunehmen sein, da die jungen Tiere noch bis zu einer nicht unbeträchtlichen Größe mit den Rudimenten des Schwanzes versehen sind[1]).«

An der Hand dieses Zitates vermag der Leser leicht Punkt für Punkt herauszufinden, inwiefern, laut Versuchsanordnung, die Existenzbedingungen der *Alytes obstetricans*-Landlarven von Anbeginn absichtlich denjenigen ähnlich gemacht worden sind, in welche die *Leptodactylus mystacinus*-Nachkommenschaft seitens ihrer Erzeuger gebracht wird; ferner, worin die aus jenen Existenzbedingungen resultierenden Entwicklungserscheinungen und Lebensäußerungen von *Alytes* einerseits, *Leptodactylus* anderseits convergieren. Wir können aus Hensels Darstellung auf *Alytes* übertragen: erstens die Ablage der Eier und embryonale Entwicklung außer Wasser in Erdmulden unter einer schützenden Decke; zweitens die postembryonale Entwicklung, welche in Ermangelung von Wasser ebenfalls auf nur feuchtem Grund fortgeführt wird; drittens die infolge Nichtgebrauches schmälere Schwanzflosse; viertens die reichliche Schleimabsonderung; fünftens die motorischen Lebensäußerungen der Larven, ihr erschrokkenes Durcheinanderwimmeln bei einer Störung und ihr Zusammen-

---

[1]) Sämtliche im Zitat der Henselschen Arbeit gesperrt gedruckten Stellen sind im Original nicht gesperrt gedruckt.

ballen in der Ruhe, durch welch letzteres eben in Verbindung mit der Schleimproduktion in der Mitte des lebendigen Haufens so auffallend reichliche Feuchtigkeit bestehen bleiben kann; sechstens endlich die Ernährung aus einem Schaum, welcher im Falle von *Leptodactylus* festgeschlagenem Eiweiß nach Hensels Worten bloß sehr ähnlich ist, im Falle von *Alytes* aber durch schaumig gemachtes Hühnereiweiß künstlich ersetzt wird. Ich vermute, daß der Schaum, in welchen Eier und Larven von *Leptodactylus* eingehüllt sind und der ihnen zur Nahrung dient, auch nichts andres ist als Eiweiß, nur natürlich Froscheiweiß, welches vielleicht durch die schlagenden und stoßenden Bewegungen der Hinterbeine der sich begattenden Tiere (wie auch bei heimischen Arten zu beobachten) jene eigentümliche Beschaffenheit erlangt. Nur für die Haltbarkeit der schaumigen Struktur dürfte noch die Mitwirkung eines im Eileiter oder in der Cloake abgesonderten Drüsensecretes anzunehmen sein.

Alytes-Larven, die man den beschriebenen Bedingungen aussetzt, nachdem sie schon eine Zeitlang im Wasser zugebracht hatten, sind lange nicht so widerstandsfähig als jene, die gleich vom Ausschlüpfen an zu Landlarven erzogen worden sind. Und je länger sie schon im Wasser gelebt hatten, desto rascher gehen sie bei einer späteren Trockenhaltung zugrunde. Immerhin aber besitzen auch ältere Larven mit starken Hinterbeinen noch die Fähigkeit, auf feuchtem Medium der Wassersnot bis zu 14 Tagen Trotz zu bieten.

Es galt nun noch, das an *Alytes* bis zu einem gewissen Grade gelungene Experiment vergleichsweise auf andre Froschlarven auszudehnen. Sofort zeigte sich, daß keine einzige mitteleuropäische Art auch nur annähernd die gleiche Fähigkeit, außer Wasser zu existieren, ihr eigen nennt. Die Schwierigkeit beginnt schon damit, daß nur derjenige Laich entwicklungsfähig ist, welcher im Wasser abgelegt und besamt worden ist, — von welcher Regel, wie wir im Versuche Nr. 10 sehen werden, nur noch der Laich des Laubfrosches eine Ausnahme macht. Hat die Besamung im Wasser stattgefunden, so kann sich allerdings die weitere Embryonalentwicklung — abgesehen vom Laich der *Rana esculenta* in ihren sämtlichen Formen, bei welchen dies ganz unmöglich ist — außer Wasser vollziehen, vorausgesetzt daß die Eier entweder mehrmals täglich gebadet oder in dunstgesättigtem Raume aufbewahrt werden; so erhielt auch Héron-Royer [31, S. 281] Larven aus Laichklumpen von *Rana temporaria* = *fusca*, die im Freien, in einem Sumpfe gesammelt und hernach

ohne Wasser in einen Keller gebracht worden waren. Die aus solchem nur feucht, nicht direkt im Wasser liegenden Laich ausgekrochenen Larven müssen aber nun sehr bald in ihr heimisches, flüssiges Element gelangen, sonst verlieren sie binnen kurzem ihre Lebensfähigkeit. Am schnellsten krepieren die Larven des Seefrosches (*Rana esculenta* L., subsp. *ridibunda* Pallas), welche nicht einmal 1 Stunde hindurch aushalten; nicht viel länger, nämlich äußersten Falles 2 Stunden, widerstehen die Larven vom gewöhnlichen Teichfrosch (*R. esculenta* L., forma *typica*), etwa 4 Stunden diejenigen vom Latasteschen Frosch (*Rana latastii* Blgr.) und Moorfrosch (*R. arvalis* Nilss.). Auch nur 4 bis 5 Stunden bleiben die Larven von der rotbauchigen Unke (*Bombinator igneus* Laur.), bis 6 Stunden die des italienischen Wasserfrosches (*R. esculenta* L., var. *lessonae* Blgr.) am Leben: Springfrosch (*Rana agilis* Thom.) und Grasfrosch (*R. temporaria* L.) erzeugen Larven, die das Wasser 7 bis 10 Stunden lang ohne Schaden entbehren können. Bereits 10 bis 14 Stunden harren die Quappen der gemeinen Erdkröte (*Bufo vulgaris* Laur.), 24 bis 48 Stunden die der Wechselkröte (*Bufo viridis* Laur.), der Kreuzkröte (*Bufo calamita* Laur.) und der gelbbauchigen Unke (*Bombinator pachypus* Bonap.) aus. Die Larven des Laubfrosches (*Hyla arborea* L.) sterben zwar auf dem Trockenen in der Regel binnen wenig Stunden, erlangen aber unter gewissen Bedingungen eine verhältnismäßig bedeutende Widerstandsfähigkeit, welche sie dann die eben genannten Kröten und die gelbbauchige Unke noch übertreffen läßt; davon soll indes erst im zweiten Teil meiner Arbeit genauer berichtet werden. Endlich sind es die Quappen der Knoblauchskröte (*Pelobates fuscus* Laur.), die es nächst *Alytes* am weitesten bringen, indem sie bis zu 2 Wochen lang auf feuchtem Boden ihr Leben behaupten, und zwar auch noch ältere, zweibeinige Exemplare. Übrigens verhalten sich sämtliche aufgezählte Arten auch intra-spezifisch nicht streng übereinstimmend; die Überlebungszeit ist je nach Beschaffenheit der natürlichen Fundorte Schwankungen unterworfen.

Wer die Lebensweise aller dieser Arten kennt, wird nicht einen Augenblick darüber im Zweifel sein, daß die Fähigkeit des Laiches und der Larven, eine gewisse, beschränkte Zeit auf dem Trocknen zu verbringen, eine Erscheinung funktioneller Anpassung an zeitweises Austrocknen der Laichgewässer darstellt. Jene Fähigkeit ist mehr oder minder ausgesprochen je nach den Laichgewohnheiten der sich fortpflanzenden Tiere: manche laichen in

größere, wohl niemals oder doch nur in ganz heißen Sommern austrocknende Wasseransammlungen, oder zu einer noch sehr kühlen Jahreszeit; andre laichen in kleine, periodisch verschwindende Pfützen oder im Spätfrühling, wenn die Sonne schon ausdörrende Kraft gewonnen hat. Die Larven der letzteren Kategorie haben nun offenkundig großen Vorteil davon, wenn sie wenigstens eine kleine Weile den Unbilden des Wassermangels Trotz bieten können; auf je längere Dauer sie diese Fähigkeit erworben haben, desto größer wird die Wahrscheinlichkeit, daß doch noch rechtzeitig ein erlösender Regen fällt, der die vertrocknenden Lachen wiederum füllt. — Von den drei einheimischen Formen des Wasserfrosches leben und laichen zwei, Seefrosch und typischer Teichfrosch, immer an großen oder doch ständigen Gewässern, besonders der Seefrosch, welcher, wie schon sein Name sagt, die Ufer von Seen und toten Flußarmen bevorzugt; selbst die Meeresküste schreckt ihn nicht. Der typische Teichfrosch bewohnt Gräben, Tümpel und Bäche, von denen ihrem Wasserreichtum nach fast immer anzunehmen ist, daß sie kaum jemals gänzlich versickern. Hingegen nützt der italienische Wasserfrosch bereits oft kleinste Lachen aus und wird gelegentlich auf weiten Zwangswanderungen über Land betroffen. Unter den vier braunen Landfröschen kommen Moorfrosch und LATASTEscher Frosch am wenigsten in die Lage, kleine Laichgewässer benutzen zu müssen: ersterer hält sich stets in wasserreichen Sumpfgegenden auf, und auch letzterer entfernt sich, wenigstens in den Gebieten, wo ich ihn angetroffen habe, nicht weit vom Wasser. Viel mehr geschieht dies von seiten des trocken-warme Lagen auswählenden Springfrosches und des das Gebirge bis zu höchsten Regionen besiedelnden Grasfrosches. Doch laichen alle braunen Landfrösche dafür zu so früher Jahreszeit, daß sogar die winzigsten Lachen vor dem Versiegen geschützt sind, um so mehr, als sie meist noch durch die Schneeschmelze ausgiebigen Zufluß erhalten. Ferner ist die Entwicklung sämtlicher *Rana*-Arten eine relativ rasche. — Die echten Kröten, mehr als die Frösche vom Wasseraufenthalt emanzipiert, verfahren oft recht leichtfertig beim Absetzen ihrer Laichschnüre: sie vertrauen sie beliebigen Wasseransammlungen an, die sie auf ihrem Wege finden, gleichgültig, ob jene mit ihrem Flüssigkeitsvorrat bis zur Metamorphose der Larven auszureichen versprechen oder nicht. Nichtsdestoweniger bleiben die Larven der Erdkröte vom Schicksal des Ausgedörrtwerdens meist verschont, weil sie ihre Entwicklung schon im Vorfrühling beginnen; um so häufiger gereicht den Jungen der spätlaichenden

Wechsel- und Kreuzkröte der Mangel an Umsicht, mit dem ihre Eltern das Fortpflanzungsgeschäft besorgten, zum Verderben. Der grüne Laubfrosch laicht zwar meist in ausreichend große oder tiefe Wasserreservoirs, verfällt aber hier und da in so merkwürdige, im zweiten Teil der Arbeit (Versuch Nr. 8) näher zu besprechende Abweichungen von seinem sonstigen Verfahren, daß seine Quappen mancherorts sehr wohl in die Gelegenheit kommen können, eine respektable Widerstandskraft zu erwerben. Von den Unken oder Feuerkröten bevölkert die rotbauchige oder Tieflandsunke stets ausgedehntere, vegetationsreiche Teiche und Brüche, die gelbbauchige oder Bergunke dagegen Regenpfützen, stagnierende Stellen in Waldbächen, Jauchegräben in der Nähe von Misthaufen u. dgl., woraus sich der so sehr verschiedene Anpassungsgrad der Unkenlarven zur Genüge erklärt. Von der Knoblauchskröte aber ist bekannt, daß sie, laut Leydig [50], »fast regelmäßig gerade solche Laichplätze wählt, welche gegen den Juni hin austrocknen, ehe die Vollendung des Tieres so weit vorgerückt ist, um das Wasser verlassen zu können. Es ist ein trauriger Anblick, wie in den wasserleer werdenden, dann völlig austrocknenden Gräben und Tümpeln die Larven massenhaft zusammengedrängt zugrunde gehen«. Gleiches beobachtete Dürigen [16, S. 513; 18, S. 534]: »In der Wahl der Laichplätze verfährt die Knoblauchskröte recht sorglos, sie scheint sogar mit Vorliebe die durch Grund- und Schneewasser auf Wiese und Flur gebildeten seichten Tümpel, Lachen und Rinnsale aufzusuchen; da dieselben nun aber gegen den Juni oder Juli hin, ehe die Larven ihre Verwandlung vollbracht haben, austrocknen, so müssen alljährlich Tausende und Abertausende der Kaulquappen zugrunde gehen, wodurch eben das nach Ort und Jahr sporadische Auftreten dieses Batrachiers mit bedingt wird.« Daß die Knoblauchskröte schon im März oder in der ersten Hälfte des April ihr Laichgeschäft abhält, zu einer Zeit, wenn in unserm Klima die Gewässer gewöhnlich noch nicht einmal ganz vom Eise befreit zu sein pflegen, hilft gerade dieser Art wenig, da ihre Larven eine besonders lange Zeit zur Vollendung ihrer postembryonalen Entwicklung beanspruchen. Enthält dann so ein Wässerlein keine Pflanzen, keinen Schlamm, ja nicht einmal weichen Erd- oder Lehmgrund, so ist es freilich mit den Larven vorbei, sobald der letzte Rest einer den Boden benetzenden Wasserfläche entschwunden; ohne Schutz den sengenden Sonnenstrahlen, welche ja immer vorhanden sein müssen, um jenes totale Verdunsten und Versiegen zu bewirken, preisgegeben sein, ist ein Zustand, den

kein Amphibium, geschweige denn eine zarte Kaulquappe, zu ertragen vermag. Befinden sich aber recht reichliche schleimige Algen oder ein andrer weicher Bodensatz in dem austrocknenden Becken, dann versinken die Quappen gleichzeitig mit dem Sinken des Wasserspiegels immer tiefer und tiefer in den Schlamm, sie werden allseitig von ihm umschlossen, in dichten Klumpen liegen sie regungslos und wohlgeborgen in ihm eingebettet, bis ein Regenguß, der nur nicht gar zu lange auf sich warten lassen darf, sie aus ihrem Trockenschlafe zu neuem Leben erweckt.

Was endlich die uns hier am meisten interessierende Art, die Geburtshelferkröte, deren erstaunliche Widerstandsfähigkeit im Larvenzustande wir experimentell erprobt haben, anbelangt, so ist einerseits zwar die Neigung der eiertragenden Männchen unverkennbar, ihre Eierpakete in ständige und tiefere Gewässer (was wegen der Überwinterung, beziehungsweise des Zufrierens nicht ganz bis zum Grund, besonders wichtig ist) abzuschütteln, worin die jener Neigung Erwähnung tuenden Beobachter ein Zeichen anerkennenswerter Umsicht und einen letzten, aber keineswegs belanglosen Akt des ganzen Brutpflege-Vorganges erblicken; so Koch [45]: »Während nun die andern Frösche und Kröten, welche weit mehr als *Alytes* auf einen zeitweisen Aufenthalt im Wasser angewiesen sind und immer im Wasser laichen, in der Wahl solcher Laichpfützen nicht sehr wählerisch sind; und deshalb durch Austrocknen solcher Gräben und Pfützen viel Laich und noch mehr Quappen verloren gehen: sieht man das vorsichtige Männchen von *Alytes obstetricans* seine Quappen nie in Notpfützen tragen; dieses in seinen sonstigen Beziehungen nur auf die feuchte Erde angewiesene Landtier bringt seine Brut immer in tiefes beständiges Wasser, auch dann, wenn solches weit von dem von ihm bewohnten Reviere entfernt ist und es auf dem Wege dahin solchen unbeständigen Regenpfützen u. dgl. begegnet.« Allein anderseits gelangen die Larven doch gar oft in ganz kleine Wasseransammlungen, vielfach wohl nur zufällig, indem sie sich aus dem Ei befreien, wenn ihr Träger gerade ein Bad nimmt (vgl. S. 69). Beides läßt sich sehr schön in der Umgebung von Appenzell, St. Gallen und Bregenz beobachten: Neben den sogenannten »Teuchelrosen«, das sind kleine Teiche, die in der Nachbarschaft vieler Bauernhäuser ausgehoben werden, um in Fällen der Feuersgefahr als Löschvorrat zu dienen, und welche in der Regel durch einen Zufluß aus dem Trinkwasserbrunnen des betreffenden Hauses gespeist werden, — neben diesen vollste Sicherheit

gewährenden Brutstätten der *Alytes*-Quappen sind es vielfach auch die schmalsten Straßengräben, in denen ein kaum fingerhohes Wasserfädchen rieselt, ferner Regenlachen, nur vorübergehend nach heftigen Gewittern gefüllte Pfützen in Sandsteinbrüchen, sowie außer Gebrauch gestellte, gelegentlich ein wenig veralgtes Wasser enthaltende Vieh-Trinktröge, wo die Männchen sich ihrer Eierlasten entledigen, und wo die Larven ihre ganze, mindestens einjährige Entwicklungszeit durchlaufen. Wie es in solch kleinen Wässern, die doch jedenfalls bis zum Grunde gefrieren, mit der Überwinterung bestellt sein mag, habe ich nicht miterleben, sondern bloß durch den Versuch feststellen können, daß die Quappen das Einfrieren ihres ganzen Körpers im Maximum 4 Tage lang, ohne zugrunde zu gehen, ertragen; wie die Larven aber dem Vertrocknen Stand halten, habe ich des öftern gesehen: es spielt sich immer derselbe Vorgang des Versinkens in Schlammgrund und Sommerschlaf ab, wie er vorhin für die Knoblauchskröte detaillierter dargestellt wurde, aber auch für die andern in gleiche Lage kommenden Batrachier, ja für alle eine Trockenperiode durchmachenden Wassertiere überhaupt Gültigkeit besitzt. Die Wahrscheinlichkeit, daß gerade den *Alytes*-Quappen mitunter ein Versiegen ihres Wohngewässers zustößt, ist natürlich in Anbetracht ihrer langen Larvenzeit eine sehr gesteigerte; in manchen besonders heißen Sommern ereignet es sich, daß auch die umfangreichsten Teiche, durch Zufluß bereicherten Tümpel und selbst die langsam fließenden Gräben und Bäche bis zum letzten Tropfen versiegen.

Und dann gibt es ja, wie schon auf Seite 60 angedeutet, bei dem auf dem Lande laichenden *Alytes* noch eine ganz andre Eventualität, die Larven zu vorübergehendem Landaufenthalt zu zwingen: nämlich in jenen Fällen, wo das Männchen vorzeitig seine Bürde, und zwar auf dem Trockenen, verliert. Geschah der Verlust in einer Erdmulde oder sonstigen Vertiefung, so kann es in glücklichen Fällen zustande kommen, daß jene beim nächsten Regenguß, der ja im Gebirge niemals lange auf sich warten zu lassen pflegt, gefüllt wird und dann hinreichende Zeit gefüllt bleibt, zumal *Alytes* gerade solchen Erd- und Gesteinsarten den Vorzug gibt, die für Wasser nur wenig durchlässig sind, wie z. B. Lehm und Mergel. Aber auch in scheinbar noch schwierigeren Situationen kann die verwaiste Brut noch gerettet werden, wenn die Möglichkeit geboten ist, daß ein Regenguß sie in ein nahes Wasser hineinschwemmt, welche Möglichkeit durch die außerordentliche Beweglichkeit der *Alytes*-Quappen,

namentlich ihr Geschick, sich auf trockenem Lande weit fortzuschnellen — FISCHER-SIGWART, vgl. das Zitat S. 86, 87 —, wesentlich verstärkt wird. Dieser Regsamkeit mag es zu danken sein, daß es an Fundstellen, wie ich sie sogleich beschreiben will, des hilfreichen Regens vielleicht nicht einmal immer bedarf. In Appenzell überzeugte ich mich von dem tatsächlichen Vorkommen des Gesagten durch direkte Beobachtung: die eiertragenden Kröten bewohnen dort namentlich die Mauern, welche längs der Chausseen verlaufen und die Straßenböschungen zu stützen bestimmt sind, sich daher auf der einen, der Chaussee abgekehrten Seite unmittelbar an das Erdreich anlehnen. Längs dieser Mauern nun ziehen sich auf lange Strecken kleine, Wasser führende Gräben hin. Zuweilen findet man zwischen den mit Humus durchsetzten, moosgepolsterten Mauerspalten ledige Eierballen oder ein dicht zusammengepferchtes Häuflein bereits ausgekrochener Larven liegen. Ich bezeichnete mir genau die betreffenden Plätze, vergewisserte mich beim Nahen eines Gewitters, daß die Brut noch vorhanden sei; nach dem Gewitter abermals revidierend, fand ich das »Nest« leer, dafür aber schwammen in dem unterhalb der Gesteinsspalte befindlichen Straßengraben mehrere Quappen, die vorher noch nicht dort gewesen waren. Einmal sah ich sogar, wie ganz junge Quappen während eines wolkenbruchartigen Regens die glatten, naßglänzenden Steine einer hohen Mauer entlang herab- und wohlbehalten in den Graben glitten, wo sie sich sogleich im Schlamm verbargen. Dieses Herunterrutschen ist von besonderem Interesse, da es, bei *Alytes* gegenwärtig wohl nur in seltenen Ausnahmefällen geübt, bei den Larven des südamerikanischen Schmalfrosches (*Hylodes abbreviatus* Steindachner — jetzt *Borborocoetes miliaris* Spix) habituell geworden ist und zur Differenzierung einer Art Saugscheibe auf dem Bauche geführt hat [29, S. 153 und 154].

Nach längerem Exkurs auf öcologisches Gebiet wende ich mich vor Beschluß des ersten Teiles vorliegender Arbeit nochmals zur Erörterung eines morphologischen Faktums: nämlich der Regenerationsverhältnisse solcher Larven von *Alytes*, die eine mehrwöchentliche Zeitspanne entweder zu Beginn oder in der Mitte ihrer postembryonalen Entwicklung außer Wasser zugebracht haben. Es ist zunächst daran zu erinnern, daß *Alytes obstetricans*, soweit unsre Kenntnisse reichen, unter den ecaudaten Batrachiern den besten Regenerator darstellt; zwar steht zu erwarten, daß wir, wenn einmal die noch tiefer stehenden zungenlosen Ecaudaten, *Pipa* und *Xenopus*,

als Versuchsmaterial erhältlich sein werden, in ihnen noch bessere Regeneratoren kennen lernen werden, aber einstweilen entspricht die regenerative Potenz der Feßlerkröte vollauf dem Umstand, daß sie nebst ihren Familienverwandten *Discoglossus* und *Bombinator* entschieden die phyletisch älteste Anurenform repräsentiert, die bisher diesbezüglich untersucht werden konnte. Hat uns doch Ridewood [58] darüber belehrt, daß ihre Hinterextremitäten sogar noch nach der Metamorphose zur Neubildung gelangen, wenn sie unmittelbar vor der Metamorphose amputiert wurden. Ich habe diese Befunde an »Wasserlarven« von *Alytes* wiederholt nachgeprüft und bestätigt gefunden.

Ganz anders jedoch verhalten sich gleichzeitig behandelte »Landlarven«: indem diese relativ immer die doppelte Zeit gebrauchen, um das Regenerat eines Hinterbeines oder des Schwanzes fertigzustellen, d. h. ersteres auf die Gestalt und annähernd die Größe des nicht abgeschnittenen Beines der Gegenseite anwachsen zu lassen, letzteres, ihm ebenfalls ungefähr das primäre Aussehen zu geben, fand ich den von mir schon früher [43, S. 174] ausgesprochenen Satz bestätigt: »Die Regenerationsgeschwindigkeit ist abhängig vom jeweiligen Aufenthalt ein- und desselben Exemplars; es regeneriert bedeutend rascher, während es sich im Wasser, als während es sich auf trockenem Lande befindet.« Als Erklärung dieses Phänomens gab ich an zitierter Stelle (S. 171 und 172) in erster Linie die Wichtigkeit der Wasserimbibierung für die Zellvermehrung zu erwägen, in zweiter Linie die größere Ursprünglichkeit der Funktionen im Wasser gegenüber denen auf dem Lande als später erworbenem Aufenthalt, mit andern Worten die Totipotenz des, weil im flüssigen Elemente befindlich, primär funktionierenden Gewebes im Gegensatz zu den komplizierteren Verrichtungen der Organe, wie solche durch den Aufenthalt im Luftmedium erfordert werden.

Wenn man *Alytes*-Larven, die bis zur Erlangung starker Hinterbeine im Wasser gelebt haben, noch auf diesem vorgerückten Stadium gewaltsam auf feuchte Erde bringt, was ältere Larven, wie berichtet wurde, höchstens 14 Tage lang aushalten und nach deren Ablauf wieder ins Wasser gelangen müssen, — und amputiert man jenen späten Landlarven die Hintergliedmaßen, so findet nachher, selbst nach Wiedergewinnen des flüssigen Elementes und nach erfolgter Umwandlung in die Vollkröte, nur ein unvollkommener Wiederersatz statt. So lange derartige bereits gut ausgebildete Larven auf dem Lande bleiben, habe ich als Folge des Durchtrennens ihrer dicken

Oberschenkel (in der Mitte zwischen Knie und Ansatz) überhaupt nichts andres eintreten sehen als Wundverschluß (Bildung eines Wundschorfes aus Thrombocyten) und Wundheilung (Bildung eines frischen, dünnen Epithelüberzuges, im besten Falle mit kegelförmiger Wucherung des Gewebes von der Wundfläche aus). Erst im Wasser kam dann die eigentliche Regenerationstätigkeit, zugleich mit einer beträchtlichen, man möchte sagen stoßweisen Steigerung des Wachstumes, zutage. Die Regenerate blieben aber nichtsdestoweniger unverhältnismäßig kleiner als die unversehrt gebliebene Gegenseite, und meist ist es nicht bis zur deutlichen Differenzierung der Neubildung in Ober- und Unterschenkel, Fuß und Phalangen gekommen, sondern jene bleibt in irgend einem Teile verkümmert, sei es, daß die Zehen sich nicht trennen, was die gewöhnlichste Verbildung darstellt, sei es, daß kein Oberschenkel zu erkennen ist.

Sowohl beim doppelt so langen Regenerationsprozeß der jungen Landlarven, als auch beim unvollständigen Regenerationsprozeß der auf vorgerückter Stufe vorübergehend trocken gehaltenen Larven ist nicht etwa einem schlechten Gesundheitszustand, mangelhafter Ernährung u. dgl. die Schuld beizumessen: wurden einerseits schon von Anfang an mit Bedacht nur solche Landlarven zum Regenerationsversuch ausgewählt, die durchaus kräftig und munter waren, so lasse ich anderseits jetzt, bei Niederschrift der Ergebnisse, nur diejenigen in meinem Versuchsjournal enthaltenen Fälle in Betracht kommen, wo Nahrungsaufnahme und Wachstum während des ganzen Versuches völlig normal verlaufen sind und keinerlei Unterbrechungen hierin stattgefunden haben.

II. Teil: Hyla arborea.

7. Versuch: **Der Fortpflanzungsakt im Wasserbecken, unter normalen Bedingungen.** — Kein zweiter in Europa vorkommender Froschlurch läßt sich im Zimmer so leicht halten und züchten wie der grüne Laubfrosch. Die erste Eigenschaft, große Haltbarkeit, machte ihn zusamt seinem schmucken Äußeren in weitesten Kreisen zum beliebten Stubengenossen, lange bevor die zweite Eigenschaft, seine leichte Zucht, die ihn ein schätzenswertes Studienobjekt werden läßt, in den Kreisen der eigentlichen Naturbeobachter rechte Würdigung gefunden hat. Zur bloßen Gefangenhaltung des Laubfrosches genügt wohl der kleinste Käfig, ein sogenanntes Froschhäuschen oder ein Einsiedeglas mit traditioneller Leiter; allein zu

Züchtungszwecken verlangt er denn doch, wenn auch immer noch in recht bescheidenen Grenzen, größere Behälter mit bequemem Wasserbassin und frischer Vegetation.

In den Räumen der Biologischen Versuchsanstalt in Wien sind einige Abteile eines großen Terrarienkastens für Laubfrösche reserviert. Bei nur 70 cm Länge und 45 cm Breite haben diese Abteile die verhältnismäßig bedeutende Höhe von 110 cm; für ein Klettertier wie den Laubfrosch ist ja die Höhendimension die weitaus wichtigste. Boden und Seitenwände des Behälters sind aus Holz, nur die Vorderwand aus Glas; oben bildet ein Drahtgitter den Abschluß. In den Holzboden eingelassen sind Wasserbecken aus Zinkblech von 25 cm Länge, 25 cm Breite und 10 cm Tiefe. Der übrige Teil der Bodenfläche ist mit Kies bedeckt, worauf noch eine Schicht Moos zu liegen kommt. Ästige Blattpflanzen streben vom Boden zum Dach empor, Rankengewächse winden sich vom Dach aus, wo sie in Hängeampeln eingesetzt sind, zum Boden hinab.

Am 25. Mai 1903 bezogen 59 aus Greifenstein an der Donau (Niederösterreich) stammende Laubfrösche dieses Heim. Die Laichzeit, welche bei uns nach Mitte Mai bereits endgültig vorüber zu sein pflegt, war diesmal infolge rauher Witterung etwas verschoben worden, so daß sich die frisch gefangenen Laubfrösche gerade in voller Brunft befanden und sofort mit dem Eierlegen begannen. Die copulierenden Pärchen drängten sich im Wasserbecken, welches nicht für alle hinreichend Platz bot. Wiederholt mußte es entleert und wieder frisch mit Wasser versorgt werden, und doch, trotz dieser mehrmaligen Wegnahme bereits abgelegter Laichklumpen war es zuletzt wiederum bis zum Rande voll mit Laich, der sich, nach gleichzeitig abgesetzten Partien in lichtstehende Glaswannen umgesetzt, wie folgt entwickelte: Ablage der Eier am 26. Mai früh; die Embryonen schon ziemlich langgestreckt am 31. Mai; sie bewegen sich lebhaft in den Hüllen am 2. Juni; sie schlüpfen, als kiemenlose Quappen, am 5. Juni abends aus; am 9. und 10. Juni sprossen die äußeren Kiemen hervor, welche bis zum 20. und 21. Juni sichtbar bleiben; vom 6. bis zum 8. Juli wachsen die Hinterbeine heraus; vom 4. zum 7. August die Vorderbeine. Die jungen Laubfrösche begeben sich im Zeitabschnitt vom 8. bis 12. August ans Trockne; am 15. August ist bei keinem der frisch verwandelten Tierchen mehr ein Rest des Larvenschwanzes zu bemerken. Sie haben eine normale Entwicklung zurückgelegt, die, wenn auch im einzelnen in bezug auf die gesamte Entwicklungszeit und die Intervalle zwischen den verschiedenen, äußerlich deutlichst gekennzeichneten Entwicklungsphasen nicht ganz genau mit den betreffenden Aufzeichnungen von Rösel [59], Bruch [10] und

Knauer [44] übereinstimmend, doch vollständig so verlaufen ist, wie es die Beobachter des Laichgeschäftes von *Hyla arborea*, forma *typica* als Durchschnittsregel angeben. Schwankungen hinsichtlich der Wachstumsdauer von Stufe zu Stufe und vom Ei bis zur Metamorphose sind, als Zeugnis der überaus leichten Beeinflußbarkeit der Froscheier und Froschquappen durch äußere Faktoren, namentlich Nahrung, Temperatur und Licht, immer vorhanden, und es dürfte schwerlich gelingen, eine Gesellschaft von Kaulquappen einer beliebigen Ecaudatenart, selbst Geschwister, die aus ein- und derselben Laichmasse stammen, ganz gleichmäßig heranwachsen zu sehen.

8. Versuch: **Der Fortpflanzungsakt in Wasseransammlungen auf Pflanzen.** Einige beliebte Garten- und Zimmerpflanzen, beispielsweise das indische Blumenrohr (*Canna indica* L.) und der gemeine Korbstengel (*Aspidistra* [*Plectogyne*] *variegata* Link) besitzen die Eigenschaft, daß ihre jugendlichen Blätter zusammengerollt erscheinen, in Form einer festen und dabei ziemlich geräumigen Tüte. Gerät Wasser hinein, sei es durch Vermittlung des Regens, sei es der Blumenbrause, so fließt es zwar zunächst sofort wieder ab; wenn aber Regen oder Gießkanne ihre Tätigkeit fleißig wiederholen, so kommt es endlich dahin, daß die Tüten das Wasser in sich halten und so ein kleines Reservoir darstellen: die ineinandergewickelte innere und äußere Blattfläche haben sich nämlich inzwischen fest aneinandergelegt. Dies geschah erstens durch die Adhäsion der zwischen sie einquellenden Feuchtigkeit mit dem Blatt, zweitens durch den nach außen gerichteten Druck der in der Tüte befindlichen, von Zeit zu Zeit ergänzten Wassermenge. Völlig wasserdicht werden die Blatttüten zwar niemals, aber immerhin kann erreicht werden, daß sie das Wasser von einem Tage zum andern noch nicht bis auf den letzten Rest zur Erde träufeln lassen, so daß sie bei langwierigen Landregen, oder im Hause als Folge eines zu bestimmten Zwecken unternommenen Versuches und deshalb regelmäßig besorgten Nachfüllens ständig etwas Wasser führen.

Hierzu kommt noch folgende, auch für den Pflanzenphysiologen interessante Beobachtung: ein junges, tütenförmiges Blatt, dessen innere und äußere Fläche von einem flüssigen Inhalt unausgesetzt stark aneinandergepreßt werden, braucht viel mehr Zeit zu seiner Entrollung als ein andres Blatt, welches einen derartigen Druck nicht zu erdulden hat. Ich habe auch betreffs dieses Verhältnisses

ein Versuchsprotokoll geführt, das ich vielleicht gelegentlich an anderm Orte zur Veröffentlichung bringen will.

Ein derartiges Reservoir ist tatsächlich dauerhaft genug, um kleinen, bloß während einer rasch vorübergehenden Epoche ihres Daseins ans Wasser gebundenen Tieren die Besiedelung zu gestatten. Obwohl die Blätter — besonders von *Canna* — zum Überfluß noch in hohem Grade ombrophil sind, also trotz fortwährender starker Benetzung nicht zugrunde gehen, sondern frisch bleiben und nur ihre eigentümliche, zusammengewickelte Jugendstellung wochenlang beibehalten, kommt es natürlich doch bisweilen vor, daß ein Blatt bei längerer Inanspruchnahme durch das Wasser, noch mehr vielleicht infolge des im Innern der Tüte herrschenden Lichtmangels, abstirbt. Der Dauerhaftigkeit des Reservoirs tut dies aber kaum Eintrag: das Blattgewebe — besonders von *Aspidistra* — ist hinlänglich derb, um völliger Zersetzung auch dann noch zu widerstehen; und etwaige Fäulnisprodukte an der Tüteninnenseite scheinen der Ansiedlung von Tieren, z. B. Kaulquappen, eher förderlich als schädlich zu sein, indem ihnen die verwesenden Pflanzenteile als wertvolle Nahrung dienen.

Inmitten von andern Blattpflanzen waren es auch *Canna* und *Aspidistra*, die behufs Luftverbesserung und Schaffung einer naturgemäßen Umgebung herangezogen wurden, als ich am 25. Mai 1903 für die schon im ersten Versuch erwähnten 59 Stück Laubfrösche aus Greifenstein ein passendes Heim herrichtete. Das Ablaichen war damals in dem am Boden des Behälters befindlichen Aquarienteil vor sich gegangen, und der Prozeß des Eierlegens ist daher ein normaler zu nennen, weil auch in Freiheit, soviel wenigstens bis jetzt bekannt war, die europäischen Laubfrösche stets von ihren sonstigen Aufenthaltsorten in den Kronen der Bäume und von den Gesträuchen herabsteigen, um in dem nächstgelegenen Weiher zugleich Eiablage und Besamung zu vollziehen.

Ganz anders verhielten sich die erwähnten Frösche bei der nächsten Wiederkehr ihrer Brunftzeit, im Frühling 1904: trotzdem das Wasserbecken nach wie vor bereit stand, benützten sie nicht dieses, um sich ihrer Eiermassen zu entledigen, sondern die viel geringeren Wasservorräte in den Blatttüten von *Canna indica* und *Aspidistra variegata.* In der Einrichtung des Behälters war gegenüber dem vorhergehenden Jahre nicht der geringste Unterschied: damals wie jetzt war absichtlich zum Zweck des beschriebenen Versuches der Wasserinhalt in den Tüten, von denen bei

einigermaßen kräftigen, blattreichen Beständen der genannten Pflanzen immer einige vorhanden sind, gespeist worden. Es scheint also, daß die Frösche, welche im Vorjahre ihren natürlichen Laichgewohnheiten noch treu geblieben waren, die ihnen aus nicht näher bekannten Gründen besser zusagende Gelegenheit zum Absetzen der Eier in die Blatttüten wahrgenommen hatten, nachdem sie während eines ganzjährigen Gefangenlebens sämtliche Existenzbedingungen ihres Wohnhauses genau kennen und auszunützen gelernt hatten (siehe das Bild auf Taf. V Fig. 6). Vielleicht war es die Bequemlichkeit, nicht mehr von den Pflanzen auf den Boden herabsteigen zu müssen, die sie zur Annahme der neuen Laichgewohnheit veranlaßt hatte, oder, wissenschaftlicher ausgedrückt, eine negative Geotaxis. So viel ist sicher: während die Laubfrösche, trotz regelmäßiger Besprengung der Blätter, vorher täglich ins Wasserbecken hinuntergestiegen waren, um zu baden, war dieser Brauch im Laufe des Jahres allmählich seltener geworden; anfangs hatte ich hiervon nur wenig Notiz genommen, nun aber war es mir mit einem Male sehr auffällig, daß das Wasserbecken fast immer rein geblieben, auch selten ein Frosch darin zu erblicken war. Zur Hervorbringung jener negativen Geotaxis mag der gänzliche Ausfall des Winterschlafes viel beigetragen haben, welcher die Laubfrösche unsrer Breiten im Freileben allherbstlich zwingt, ihren erhöhten Standort zu verlassen und sich in Erdlöcher, unter Steine, in den Schlamm u. dgl. zu verkriechen, von welchen frostsicheren Verstecken aus sie sich im nächstfolgenden Frühjahr direkt in die Laichgewässer begeben.

Die Temperatur in den Laubfroschkäfigen beträgt den ganzen Winter hindurch 14—16° C.; noch etwas mehr, wenn die Sonnenstrahlen bis zu ihnen vordringen. Begünstigt von dieser im Vergleich zur freien Natur sehr bedeutenden Wärme war die Paarungslust diesmal schon weit früher erwacht, und bereits am 13. April waren die ersten Laichklümpchen in den Tüten zu sehen. Begattung und Eiablage waren in dem für diesen Akt immerhin sehr dürftigen Wasservorrat der Blatttüten vor sich gegangen; bald strotzten letztere von Eiern, welche zwar rings von Wasser umgeben waren, aber doch im Vergleich zu ihrer enormen Zahl recht wenig vom flüssigen Element zur Verfügung hatten. Während kurzer Zeit geschah es auch, daß die zu oberst gelegenen Schichten der Eierklumpen dadurch, daß die Wasseroberfläche in der Tüte infolge langsamen Ausrinnens etwas gesunken war, mit

der Luft in Berührung traten. Allabendlich und allmorgendlich indessen wurde die Tüte wieder so weit angefüllt, daß alle Eier sich unter Wasser befanden.

Das Eierlegen dauerte bis 20. April morgens. Der Entwicklungsgang eines in der Nacht vom 19. auf den 20. April gelegten Eierklumpens, der in einer Tüte isoliert wurde, war folgender: die Embryonen schon ziemlich langgestreckt am 26. April; sie bewegen sich lebhaft in den Hüllen am 30. April; als kiemenlose Quappen kriechen sie aus am 6. und 7. Mai nachmittags. Die embryonale Entwicklung erscheint also beträchtlich verlangsamt im Vergleich zu derjenigen im Versuch Nr. 7: dort dauerte sie nur 11 Tage, hier aber 17 bis 18 Tage. Wahrscheinlich ist der Lichtmangel in den Tüten schuld daran. Die Quappen erhalten äußere Kiemen am 11. und 12. Mai und behalten diese bis 23. und 24. Mai; vom 25. bis 27. Juni sprossen die Hinterbeine hervor, vom 19. bis 23. Juli die Vorderbeine; die jungen Laubfrösche begeben sich alle im Laufe des 23. Juli ans Trockne; am 25. Juli ist bei keinem der frisch verwandelten Fröschchen mehr ein Schwanzstummel vorhanden. Die postembryonale Entwicklung ist somit gleich der embryonalen ebenfalls langsamer vor sich gegangen als im Versuch Nr. 7: dort hatte die Quappe 31 bis 35 Tage gebraucht, um das zweibeinige Stadium zu erreichen, hier 50 bis 51 Tage, wobei abermals der Dunkelheit die Schuld beizumessen sein dürfte, wozu sicherlich noch die Enge des Raumes und das massenhafte Zusammenleben in ihm als für das Wachstum erfahrungsgemäß ungünstige Bedingungen beitragen. Vom Stadium mit zwei Beinen angefangen erhält indessen die postembryonale Entwicklung in den Blatttüten mit einem Male einen energischen Anstoß, so daß sie sich von hier ab plötzlich viel schneller vollzieht als unter den normalen Verhältnissen des Versuchs Nr. 7 (dort 35 bis 36 Tage, hier nur 27 bis 29 Tage vom Herauswachsen der Hinterextremitäten bis zum Verlassen des Wassers). Raum- und Lichtmangel haben hier offenkundlich die gleiche Einflußnahme auf die Entwicklungsgeschwindigkeit geäußert, wie sie bekanntermaßen auch der Hunger bewirkt: Verzögerung in den Frühstadien, Beschleunigung in den Spätstadien, wenn die Tiere sich bereits der Metamorphose nähern und durch sie alsbald die bisherigen ungünstigen Existenzbedingungen zu fliehen vermögen [42, S. 216; 43, S. 177]. Die ganze Entwicklungsdauer vom befruchteten Ei bis zum fertigen Frosch hatte in den Blatttüten

97 Tage, im Aquarium (Versuch Nr. 1) 82 Tage in Anspruch genommen, ist also schließlich doch im kleinen, finstern Raume eine etwas längere gewesen.

Am 25. April 1905 erhielt ich durch freundliche Vermittlung des Herrn Prof. Dr. C. J. Cori-Triest 136 Laubfrösche aus Korfu. Sie wurden in die neben den niederösterreichischen Laubfröschen befindliche Terrarienabteilung gesetzt, die ganz analog eingerichtet war wie jene, d. h. ebenfalls ein Wasserbecken und eine mannigfaltige Vegetation enthielt, worunter abermals *Canna* und *Aspidistra*. Die neu angekommenen Laubfrösche setzten sogleich ihr Laichgeschäft fort, welches, nach einigen in der Transportkiste verdorrt aufgefundenen Laichüberresten zu schließen, schon vor ihrer Abreise aus Korfu begonnen haben mußte und nur durch den Versandt eine unerwünschte Unterbrechung erlitten hatte. Vereinzelte Laichklumpen gelangten ins Wasserbecken; weitaus die meisten aber wurden in Blatttüten des Blumenrohrs und des Korbstengels abgelegt. Die merkwürdige Abweichung von den bisher bekannt gewordenen Laichgewohnheiten der *Hyla arborea*, zu deren Erwerbung die heimischen Exemplare ein Jahr gebraucht, die sie sich also erst gelegentlich ihrer zweiten Laichperiode in der Gefangenschaft angeeignet hatten, diese Abweichung trat bei den griechischen Laubfröschen sogleich auf. Ei- und Larvenentwicklung in den Tüten verlief bei ihnen so, wie ich es vorhin von der Brut der österreichischen *Hyla* geschildert habe: Verzögerung des Auskriechens aus dem Ei (bei den Korfufröschen sogar bis zu 21 Tagen), Verzögerung der Larvenentwicklung bis zum Hervorsprossen der Hintergliedmaßen (51 bis 55 Tage), dann plötzliche Beschleunigung der Metamorphose (in weiteren 22 bis 25 Tagen bei den importierten Laubfröschen). Mithin traten die Merkmale, welche die Entwicklung des Laiches und der Quappen in den Blatttüten vor denen im Wasserbecken auszeichnen, bei den Korfufröschen in verschärftem Maße zutage. Soweit es die Verzögerung der Frühstadien betrifft, könnte man dies etwa so deuten, daß die Temperaturverhältnisse des Gefangenlebens gegenüber dem Freileben für die auf der griechischen Insel zu Hause gewesenen Hylen vielleicht ebenso ungünstige geworden waren, als sie für die an der Donau gefangenen Exemplare günstig genannt werden mußten; die Beschleunigung der Spätstadien spricht aber gegen diese Auffassung. Da die Korfu-Hylen schon beim ersten Male in die Blatttüten laichten, so liegt die Annahme näher, daß sie schon von vornherein für diese eigentümliche Änderung

dessen, was sonst bei der Fortpflanzung von *Hyla* zur Beobachtung gelangt war, eine größere Eignung, eine stärkere Neigung mitbrachten, welche sie bereits in ihrer Heimat erworben haben konnten. Mit der vorhin versuchten Erklärung, betreffend Ausfall des Winterschlafs und dadurch erzielte negative Geotaxis, würde dies gut übereinstimmen, weil der Winterschlaf auf Korfu ein unregelmäßiger und abgekürzter sein muß.

Über die Lebensverhältnisse von *Hyla arborea* auf Korfu und dem hellenischen Festland erfahren wir von Lorenz Müller folgendes: »Ich bog in einen staubigen, rechtsseitig von mächtigen Agaven eingefaßten Feldweg ab und steuerte der Stelle zu, woher das Liebeslied der Frösche sehnsuchtsvoll zum Himmel tönte. Etwas Gelbes, das an einem staubbedeckten Agavenblatte saß, veranlaßte mich, meinen Eilmarsch zu unterbrechen. Es war ein Männchen des Laubfrosches (*Hyla arborea* L.), das hier in der vollen Sonne an der verstaubten Agave saß und eine Färbung angenommen hatte, die einem Kanarienvogel zur Ehre gereicht hätte, bei einem Laubfrosch aber erstaunte. Dabei war der Kerl aber keineswegs krank, sondern quietschfidel. Ich hatte im Verlaufe meiner Reise noch öfters Gelegenheit, *Hyla arborea* an gänzlich trockenen Orten, im stärksten Sonnenbrand an Agaven oder kleinen Stauden zu beobachten. Als einer der merkwürdigsten Fälle ist mir der Fang eines Laubfrosches bei Kryoneri in Erinnerung, wo ich auf halber Höhe des steilen, kahlen Varassova (917 m) inmitten eines Chaos von Felsblöcken an einer dürftigen harzigen Pflanze einen mächtigen Laubfrosch entdeckte, der trotz glühenden Sonnenbrandes und der absoluten Trockenheit des Platzes — bis zum nächsten Wasser war es gut eine halbe Stunde — sich anscheinend äußerst wohl befand« [52, S. 79].

Aus der drastischen Ausdrucksweise L. Müllers geht zur Genüge hervor, daß dieser gewiegte Kenner der Lebensweise sehr vieler Reptilien und Amphibien nicht wenig überrascht war, den weitverbreiteten Laubfrosch in den von ihm bereisten Gegenden Griechenlands unter so abweichenden Existenzbedingungen zu finden. Können nun schon die Aufenthaltsorte, die sich ja begreiflicherweise stets zuerst den Augen des Beobachters präsentieren, noch dazu die Aufenthaltsorte so häufiger und scheinbar längst in allen Einzelheiten bekannter Tierspecies derartige Überraschungen bieten, um wie viel mehr sind nicht solche noch von den übrigen Lebensgewohnheiten zu erwarten? Warum nicht auch von der Fort-

pflanzungstätigkeit? Es darf nicht vorausgesetzt werden, daß eine so weit gehende Emanzipation vom sonstigen Wasserbedürfnis der Amphibien, wie sie durch die Beobachtungen L. MÜLLERS an *Hyla arborea* festgestellt wird, auf das Laichgeschäft dieses Batrachiers in den betreffenden Fundgebieten ganz ohne Einfluß geblieben sein sollte.

Freilich ist bekannt geworden, daß die Laubfrösche aus manchen Gegenden des europäischen Südens, namentlich Südwestens, sich hinsichtlich ihrer Fortpflanzung in nichts von ihren mitteleuropäischen Artgenossen unterscheiden: ich selbst habe in früheren Jahren wiederholt von mehreren südlichen Laubfroschabarten, nämlich von der var. *meridionalis* Böttger aus der französischen Riviera, von der var. *intermedia* Boulenger aus Oberitalien und der var. *Savignyi* Audouin aus Sardinien Nachzucht erhalten, aber die Eier waren stets im Wasserbecken abgelegt worden. Allerdings ist mir nicht mehr erinnerlich, ob sich unter der Vegetation meiner damaligen Hylen-Pavillons Pflanzen befunden haben, welche Wasservorräte zu beherbergen vermögen; absichtlich waren solche jedenfalls nicht hervorgerufen und gespeist worden, da es sich ja nicht um einen planmäßigen Versuch gehandelt hatte.

HÉRON-ROYER hat in bezug auf seine »*Hyla barytonus*« (= *Hyla arborea* var. *meridionalis* Böttger) behauptet, sie unterscheide sich unter anderm auch dadurch von der Mitteleuropa beherrschenden typischen Form, daß sie ihren Laich auf Wasserpflanzen absetze, während letztere ihn einfach ins Wasser fallen lasse [34], — was immerhin schon, mit Hinblick auf die dadurch gewonnene Beziehung zum Pflanzenreich, als eine Annäherung an den von mir im Terrarium beobachteten Laichmodus auf Landpflanzen aufgefaßt werden könnte, wenn die Erscheinung nämlich konstant wäre und wirklich eine Abweichung des südlichen Laubfrosches von seiner Stammform darstellen würde. Aber einerseits hat FRANKE [24] gesehen, daß die Laichklumpen der Stammform unter Wasser bisweilen spiralförmig um Schilfrohre geschlungen werden, anderseits DE BEDRIAGA [3, S. 228, Fußnote] zu beobachten Gelegenheit gehabt, daß die var. *meridionalis* bei Nizza bald Wasserpflanzen benutzt, bald aber den Laich einfach nur auf den Boden der meist pflanzenleeren Zisternen sinken läßt. Es kann demnach von einem prinzipiellen Unterschied in den Laichgewohnheiten beider Formen gar keine Rede sein, und jedenfalls stimmen alle in der Literatur vorhandenen Angaben darin überein, daß der gesamte Fortpflanzungsakt des Laubfrosches sich

stets in größeren Wasseransammlungen abspielt. Wo immer ich Gelegenheit fand, das Laichen der Laubfrösche im Freien zu studieren, so allenthalben im Gebirge und in der Ebene von Mitteleuropa, unter anderm auch genauestens bei Greifenstein, woher die im zweiten Jahre ihrer Gefangenschaft auf Landpflanzen laichenden Exemplare stammten, ferner in Oberitalien an der var. *intermedia*, — überall konnte ich mich davon überzeugen, daß die Fortpflanzung wirklich genau so stattfindet, wie sie von allen bisherigen Autoren beschrieben wird: die Hylen suchen zur Paarungszeit stehende Gewässer auf und legen hier ihre Eier; ebenda entwickeln sich ihre Larven, wo sie verbleiben, bis die Metamorphose sie aus dem Wasser heraus und auf die Bäume und Sträucher treibt, wo ihre Vorfahren hausen.

Nach alledem hatte ich den Gedanken, der sich mir als eine Folge meiner Beobachtungen und Versuche an gefangenen Laubfröschen und anläßlich der Lektüre der zitierten L. Müllerschen Beobachtungen über die Lebensweise der *Hyla* in Griechenland aufdrängte, schon beinahe wiederum zurückgewiesen. Daß meine Versuchsfrösche ihren Laich in den Blättern gewisser Topfpflanzen unterbrachten, hatte ich bereits als eine spontane Instinktvariation, die nur unter dem Einfluß der Gefangenschaft stattfinde, zu deuten begonnen; — obschon es ja immerhin noch nicht völlig widerlegt war, daß eventuell sogar in den nämlichen Gegenden, wo man die Baumfrösche zum Zwecke des Eierlegens massenhaft in die Teiche pilgern sieht, nebenher bereits Anfänge einer andern, später erworbenen Fortpflanzungsform ausgeübt werden, die sich ihrer Natur nach der Beobachtung sehr leicht entziehen mußte und daher vielfach trotz genauester Nachforschungen übersehen werden konnte.

Um so willkommener war es mir, als durch eine äußerst interessante Beobachtung, die ich mündlicher und brieflicher Mitteilung des Herrn Privatdozenten Dr. Franz Werner-Wien verdanke, ganz kürzlich dennoch meine erste Vermutung bestätigt wurde. Werner sah am 12. April 1894 nachmittags auf dem Wege vom Berge Skopós nach Zante (auf Zante) Laich von *Hyla arborea* forma *typica* in den Blattwinkeln der Agaven. Die griechische Insel Zante ist sehr wasserarm, und Werner kann sich nicht entsinnen, dort einen Teich oder Tümpel gesehen zu haben, während die Blattwinkel der genannten Fettpflanze immer, auch bei längerer Dürre, etwas Wasser enthalten. Diesem Umstande ist es denn auch gewiß zuzuschreiben, wenn der Laubfrosch, der auf Zante massenhaft zu finden ist, ausschließlich die Agaven zu seinem ständigen Quartier erwählt.

Die soeben mitgeteilte Beobachtung Werners gewinnt noch an Bedeutung, wenn wir folgende drei Tatsachen dazu ins Auge fassen: erstens, die Agaven stammen aus Amerika, der eigentlichen Heimat der auf Landpflanzen laichenden und Brutpflege ausübenden Froschlurche. Zweitens, die Agave wird von einigen Pflanzensystematikern zu den Bromeliaceen [49, S. 777], von andern zu den Amaryllidaceen [69, S. 265] gerechnet: beide Pflanzenfamilien aber werden auch in Südamerika ganz vorzugsweise von den Fröschen als Wohn- und Laichstelle heimgesucht, denn es leben und laichen *Hyla luteola* Wied in *Bromelia* [67], *Hyla Goeldii* Boulenger in *Bilbergia* und verwandten Gattungen [25], *Hylodes martinicensis* Tschudi in einer Amaryllidee [53]. Drittens endlich, die große Wunderagave oder Baumaloe (*Agave americana* L.), welche um das Mittelmeerbecken herum in kultiviertem und verwildertem Zustand heutzutage so massenhaft anzutreffen ist und auch auf der Insel Zante einen Hauptbestandteil der Vegetation bildet, wurde erst etwa im Jahre 1561 in Europa eingeführt [49, S. 777]; die Laubfrösche von Zante (und wahrscheinlich ebenso diejenigen vieler andrer Inseln und Küstenstriche) müssen demnach ihre Gewohnheit, in die Blattwinkel jener Pflanze zu laichen, binnen nicht ganz $3^1/_2$ Jahrhunderten erworben haben, welcher Zeitraum, an sich schon unsern Vorstellungen nach sehr kurz für die Bewerkstelligung einer durchgreifenden Variation, noch beträchtlich kürzer anzunehmen sein wird, wenn man bedenkt, daß es doch auch ziemlich lange gedauert haben muß, bis die Agaven nach ihrem Import eine für die Laichzwecke des Laubfrosches ausreichende Häufigkeit gewonnen haben können. Jedenfalls haben wir hier einen Fall von Instinktvariation vor uns, der dem berühmten Beispiele des neuseeländischen Nestorpapageis, des Kea (*Nestor notabilis* Gould), der seit Einführung der Schafherden aus einem friedfertigen Pflanzenfresser zum verwegenen Raubvogel geworden ist, an Wert und Interesse nicht nachsteht. Beide Fälle haben, nebenbei bemerkt, noch das Gemeinsame, daß die betreffenden Instinktvariationen durch Vermittlung des Menschen, und zwar durch Einbürgerung von Organismen, im Falle des Kea eines tierischen, im Falle der *Hyla* eines pflanzlichen Organismus, erzeugt wurden. — Noch einige Jahrhunderte vielleicht, und die Laubfrösche auf Zante werden jenes Stadium der Anurenfortpflanzung erreicht haben, in welchem der freilebende Larvenzustand verschwunden ist, weil die gesamte Entwicklung bis zum jungen, vollendeten Frosch sich im Ei vollzieht, eine Fortpflanzungs-

form, deren Entdeckung bei *Hylodes martinicensis* Tsch. [53], *Hyla Goeldii* Blgr. [25, 7], *Rana opisthodon* Blgr. [5] und *Pseudophryne vivipara* Tornier [64] so großes und berechtigtes Aufsehen hervorgerufen hat.

Wie bereits angedeutet, halte ich es für mehr als wahrscheinlich, daß die von Werner auf Zante gemachte Beobachtung an vielen andern Orten wiederholt werden wird, sobald man erst einmal darauf aufmerksam geworden. Und ich möchte hiermit das Augenmerk der sammelnden Zoologen ganz ausdrücklich auf das besprochene Phänomen gerichtet haben! Vermutlich werden auf allerlei großblätterigen Gewächsen und in wasserführenden Baumhöhlungen Laichplätze des Laubfrosches zu suchen sein. Nebst manchen andern Pflanzen, deren Blätter in der Jugend oder ständig eine Tüten- oder Rinnenform aufweisen und so die Ansammlung ausreichender Flüssigkeitsmengen gestatten, habe ich namentlich die Bananenbäume (*Musa* div. spec.) im Verdacht, erstens da ich diese in Park- und Gartenanlagen, ja sogar in Gewächshäusern wiederholt von Laubfröschen belebt sah, zweitens weil sie auch in ihrer tropischen Heimat Wohn- und Laichplätze für Hyliden abgeben. So berichtet uns Goeldi [25, S. 96], daß *Hyla nebulosa* Spix (= *Hyla luteola* Günther und Burmeister) in den Scheiden alter, vergilbter Blätter der Bananenbäume verborgen lebt, sowie in die Ecken und an die Innenseite solch welker Blätter seine Eiklumpen befestigt. Vielleicht spielen hier die an der Innenseite verwesenden Stoffe ebenso eine gewisse Rolle für die Ernährung, wie ich sie im Inneren welk gewordener Tüten von *Canna* und *Aspidistra* beobachtet habe, wo die Larven sich an die Blattwände hängen und eifrig abnagen, was sich loslösen läßt.

Erinnern wir uns noch an die Fortpflanzungsgeschichte einiger andrer tropischer Froscharten, welche mehr oder minder vollkommene Analoga zu dem Verhalten unsres Laubfrosches liefern, wie es von Werner auf Zante im Freileben und von mir an gefangenen Exemplaren beobachtet worden ist: der brasilische Aderfrosch oder Konobu-Aru (*Hyla venulosa* Laurenti) lebt und entwickelt sich nach Schomburgks Schilderung, die bei Brehm [9, II. Aufl., S. 551; III. Aufl., S. 653] referiert ist, im hohlen, wasserführenden Stamm eines Lindengewächses (Tiliacee), der *Bodelschwingia* nämlich; der ebenfalls in Brasilien heimische gelbe Laubfrosch oder Sapo (*Hyla luteola* Wied — wahrscheinlich identisch mit dem zur Familie der Hemiphractiden gehörigen *Amphodus Wuchereri* Peters

[4, S. 455]) laicht nach Prinz MAXIMILIAN VON WIED [67, referiert bei KNAUER, 44, S. 197] in hohlen Bäumen und in den Fugen des Blätterschopfes von Ananasgewächsen (Bromeliaceen), mit deren kleinem Wasservorrat so Eier als Larven sich zufrieden geben. Mit Recht nennt SIMROTH [63, S. 360] dieses Laichverfahren in ein Minimum von Wasser einen Übergang zu demjenigen, bei welchem, wie bei *Alytes*, die Paarung und das Ablegen der Eier ganz außer Wasser stattfinden.

Die Zahl der angeführten Beispiele — sie könnte noch vielfach vermehrt werden — genügt wohl bereits, um zu zeigen, daß vielen Froschlurchen, und zwar Angehörigen verschiedener Familien, die Tendenz innewohnt, ihr Fortpflanzungsgeschäft ebenda zu bewerkstelligen, wo auch ihr übriges Leben abläuft, also den Aufenthaltswechsel zu vermeiden, welchen die Wanderungen terrestrisch lebender Lurche bedingen, wenn sie beim Herannahen der Laichzeit erst größere Gewässer aufzusuchen gezwungen sind. In manchen Fällen, wie bei *Hyla arborea* auf Zante, mag Wassermangel des Erdbodens im Gegensatze zu ständigen, wenn auch bescheidenen Wasservorräten auf den Pflanzen jene Tendenz wesentlich befördern: in andern Fällen jedoch, wie bei vielen tropischen Anuren, welche trotz unmittelbarer Nachbarschaft ausgedehnter und zum Laichen anscheinend vollkommen geeigneter Gewässer ihre Eier auf Bäumen und Gesträuch befestigen, ferner bei gefangenen Laubfröschen, die trotz Vorhandenseins eines von ihnen zum Laichen bereits einmal benutzten Wasserbeckens das nächstemal die Tüten von *Canna* und *Aspidistra* mit Eiklumpen anfüllen, ist es ganz offenkundlich, daß die erwähnte Neigung, den gewöhnlichen Aufenthalt auch während der Brunftzeit nicht aufzugeben, mit Wassermangel nichts zu tun haben kann. Sie äußert sich (wenn wir, um sie zu bezeichnen, DAVENPORTsche Termini [14] dafür setzen wollen) bei Baumbewohnern wie *Hyla* in negativer Geotaxis, bei Bewohnern des Erdbodens wie *Alytes* in negativer Hydrotaxis. Wo — besonders bei Baumbewohnern — der Zwang, Winterschlaf zu halten, entfällt, wo demnach niemals die negative Geotaxis durch positive Thermotaxis überboten und aufgehoben wird, da sind die Verhältnisse der beschriebenen Umwandlung besonders günstig. Man darf sie wohl in die Reihe jener transformistischen Tendenzen zählen, die EIMER unter dem Ausdruck »Orthogenesis« [19, S. 1 ff.] zusammengefaßt hat.

9. Versuch (Parallelversuch zum 3. Versuch): **Zeitigung der Hyla-Eier auf dem Lande.** Beim Ablegen der Eier auf *Canna* und *Aspidistra* war es mehrmals vorgekommen, daß einzelne Laichklumpen aus Versehen oder Platzmangel von den copulierenden Tieren nicht ins Wasser der Tüte gelegt worden, sondern über dem Wasserniveau auf der Blattfläche kleben geblieben waren, wo sie binnen längstens 24 Stunden gänzlich eintrockneten. In fast allen solchen Fällen hatte auch die Besamung des Eiklumpens außer Wasser stattgefunden.

Obwohl ich nun derartige Klumpen für entwicklungsunfähig hielt, einmal, weil sie total vertrocknet waren, dann, weil die männliche Samenflüssigkeit nicht durch Vermittlung des Wassers auf die Eier gelangt war, welche Vermittlung sich bei allen andern heimischen Anuren, ausgenommen *Alytes*, als unentbehrlich erwiesen hat, — brachte ich jene Klumpen trotzdem, indem ich sie entweder von ihren Anklebeflächen loslöste oder den betreffenden Blattteil abschnitt, drei volle Tage nach der Ablage zum Teil ins Wasser (Versuchsreihe a), zum andern Teil in dunstgesättigten Raum (Versuchsreihe b), zum dritten Teil in offene Gefäße auf feuchten Boden, in welch letzterem Falle sie außerdem täglich zweimal bespritzt wurden (Versuchsreihe c). Wider Erwarten entwickelten sich die Embryonen in allen drei Aufstellungen: die infolge Eintrocknens für das Auge beinahe verschwundene Gallerte quoll neuerdings auf (am stärksten natürlich im wiedererlangten Normalmedium, dem Wasser, am schwächsten in den offenen Gefäßen), die Keime streckten sich, bewegten sich in den Hüllen, um sie schließlich zu sprengen.

Dieser Moment aber ließ lange auf sich warten: die embryonale Entwicklung der auf dem Trockenen gelegten und befruchteten Eier beanspruchte 18 bis 20 Tage, wenn sie 72 Stunden nach Verlassen des mütterlichen Körpers im Wasser (a), 22 bis 23 Tage, wenn sie in dunstgesättigem Raume (b), 21 bis 27 Tage, wenn sie auf feuchtem Boden in offenen Gefäßen (c) gehalten wurden. Also ein wesentlich späteres Ausschlüpfen gegenüber normalen Verhältnissen, unter denen es bereits innerhalb 11 bis 12 Tagen erfolgt! In der letzten Versuchsreihe ist bereits diejenige Zeitdauer erreicht, welche im günstigsten Falle verstreichen muß, um normal behandelte Eier von *Alytes*, die ja durch lange Embryonalentwicklung bekannt sind und ihretwegen eine Sonderstellung unter den europäischen Anuren innehaben, zur Nachreife zu bringen! Man sieht ferner,

daß in der dritten Versuchsreihe bezüglich der Auskriechezeit die größten Schwankungen obwalten, entsprechend dem Umstande, daß hier die ungleichmäßigsten Bedingungen herrschen: namentlich ist die Befeuchtung des auf feuchtem Grunde liegenden Laichklumpens in seinen unteren Teilen eine weit ausgiebigere, da diese beständig neue Feuchtigkeit aufzunehmen vermögen, während die oberen Partien durch die Verdunstung, die in den offen gehaltenen Gefäßen frei erfolgen kann, beständig solche abgeben müssen.

Die geschilderte Verzögerung des Ausschlüpfens ist aber nur zum geringsten Teile (und wohl nur im Anfange, wenn die Eier ganz trocken auf dem Blatte kleben) einer Verlangsamung oder einem zeitweisen Stehenbleiben der Entwicklung zuzuschreiben; weit mehr fällt ins Gewicht, daß der Embryo, auch wenn er bereits diejenige Stufe erreicht hat, auf welcher die *Hyla*-Larven sonst das Ei verlassen, immer noch innerhalb der schützenden Hülle verbleibt und sich hier weiter für den Kampf ums Dasein vervollkommnet.

Konnte dieser Umstand schon durch die Eihaut hindurch wahrgenommen werden, so wurde er doch in seiner ganzen Tragweite erst nach dem Ausschlüpfen offenbar: die Reihe a ergab Larven mit bereits stattlich entwickelten äußeren Kiemen, während die Laubfroschlarven meinen Beobachtungen zufolge, welche von andern Angaben allerdings abweichen [8, S. 259], normalerweise, wenn eben aus dem Ei entkommen, noch kiemenlos sind. Reihe b lieferte Larven mit äußeren Kiemen, die schon stark rückgebildet, nur noch stummelförmig waren: Reihe c endlich teils ebensolche Larven mit Kiemenresten, teils aber Larven, bei denen schon die inneren Kiemen an Stelle der äußeren getreten waren, kleine Kaulquappen also, die zugleich mit der Fertigstellung des Spiraculums bereits jenes vorgerückte Stadium erreicht hatten, auf welchem auch die *Alytes*-Quappen das Licht der Welt erblicken.

Das mit äußeren Kiemen versehene Stadium ging demnach bei einem Teile des Materials in Versuchsreihe c vorüber, während die Keime noch im Ei eingeschlossen waren; die nämlichen Kiemen, welche sonst einer frei im Wasser lebenden Larve angehörten, waren jetzt Eigentum eines Embryos geworden. Selbstverständlich haben embryonale Kiemen quantitativ, vielleicht zum Teil auch qualitativ andre Leistungen zu vollbringen, als larvale Kiemen; ebenso selbstverständlich bedingen Verschiedenheiten der Funktion solche der Struktur. Diese Verschiedenheiten werden, abgesehen von eventuellen, hier ununtersucht bleibenden, qualitativen Funktions-

wechseln (so wird bekanntlich der Embryonalkieme des *Salamandra atra*-Fötus eine nutritive Tätigkeit zugeschrieben [62]), schon durch die quantitative Erhöhung der an ihre Leistungsfähigkeit gestellten Ansprüche gerechtfertigt. In einem eng abgesperrten, an Luft und Feuchtigkeit ärmeren Medium müssen die Kiemen ihre respiratorischen Organe, die Blutgefäße, vermehren, ihre respirierende Oberfläche, die Kiemenfäden, vergrößern, ihre den Gasaustausch erschwerende Epitheldicke vermindern. Wir sehen schon in sauerstoffarmem Wasser, daß die Kiemen von Larven des Feuersalamanders (*Salamandra maculosa* Laur.) [22, S. 474] und des mexikanischen Axolotls (*Amblystoma mexicanum* Cope = *tigrinum* Laur.) [56, S. 393], wahrscheinlich aber die Kiemen aller Amphibienlarven eine viel größere und reicher verzweigte Gestalt annehmen und daß ihr Gefäßreichtum zunimmt; bei den embryonalen Kiemen der *Salamandra atra*, der künstlich im Uterus zurückgehaltenen *Salamandra maculosa* [42, S. 227 ff.], sowie des entsprechenden Stadiums von *Alytes* sehen wir außerdem die in der schützenden Eihülle nicht notwendige, überdies der Endosmose hinderliche Dicke der Epidermis aufgegeben werden, so daß lange, dünn befranste, zart behäutete Gebilde entstehen, die in ihrer dunklen Umgebung schließlich noch den größten Teil ihres Pigments einbüßen. Anfänge ganz analoger Wandlungen vollziehen sich an den Kiemen von *Hyla arborea*, sobald jenes mit äußeren Kiemen ausgestattete Stadium, statt sich normalerweise im Wasser zu tummeln, infolge Trockenheit im Ei eingesperrt bleibt: nur der Pigmentmangel tritt hier wenig hervor, weil die fast glashelle Hülle des Laubfroscheies dem Licht ziemlich ungehinderten Einlaß gewährt. — Die histologischen Veränderungen beschränken sich natürlich nicht auf das Kiemengewebe: das gesamte Integument und wahrscheinlich auch innere Organe nehmen daran Teil, nur sind die Veränderungen an den Kiemen die deutlichsten. Nächst ihnen aber ist es namentlich die Körperhaut, welche je nachdem, ob eine Larve bereits frei oder noch von der Eihülle (bei *Salamandra* im Uterus) umgeben lebt, verschieden dick ist und eine verschiedene Art und Richtung der Flimmerbewegung zeigt. Ich kann in Ermanglung genauerer Untersuchung auf die zuletzt angedeuteten Details nicht weiter eingehen. —

Probeweise ließ ich nun auch die Eier der andern heimischen Anuren jenen Eintrocknungsprozeß durchmachen, wie ihn die Hyleneier so wohl überstanden hatten. Es zeigte sich sofort, daß keine

einzige Art das gänzliche Eintrocknen der Gallerte übersteht. Die Eier können zwar, wie bereits im ersten Teile vorliegender Abhandlung auf S. 93 beschrieben, außer Wasser in einem sehr feuchten Medium zur Reife, die Larven etwas verspätet zum Ausschlüpfen gebracht werden, vorausgesetzt, daß Befruchtung und Ablage im Wasser stattgefunden haben, aber vollkommener Trockenheit bieten sie höchstens etliche Stunden Widerstand, so lange nämlich, als die Gallerte noch nicht ihres gesamten Wassergehaltes verlustig gegangen, der Vertrocknungsprozeß also noch gar nicht bis zum eigentlichen Ei vorgedrungen ist. Immerhin bestehen in bezug auf die Stundenanzahl, innerhalb welcher einzelne Eier der Froschlurche trotz Wassermangels noch am Leben bleiben, zwischen dem Laich verschiedener Species gewisse schwach abgestufte Differenzen, welche offenbar ebenso wie bei der größeren oder geringeren Widerstandsfähigkeit der Larven gegen das Trockenliegen (erster Teil S. 94) der Ausdruck einer Anpassung an größere oder geringere Wahrscheinlichkeit des Austrocknens der Gewässer darstellen. So läßt sich denn auch für die Widerstandsfähigkeit der Laichsorten genau die gleiche Stufenleiter aufstellen, wie für diejenige der Larven, nur mit dem prinzipiell nicht wichtigen Unterschied, daß die Maximal-Zeitspanne, innerhalb deren das Zugrundegehen erfolgt, bei Eiern im allgemeinen kürzer ist als bei Larven, daher auch die Differenzen in der Widerstandskraft verschiedener Laichsorten wesentlich geringere werden. Und zwar sterben die Eier von

Rana esculenta	binnen	$1^1/_2$	Stunden
Rana latastii	-	2	-
Rana arvalis	-	2 bis $2^1/_2$	Stunden
Bombinator igneus	-	$2^1/_2$	-
Rana agilis	-	3	-
Rana temporaria	-	3	-
Bufo vulgaris	-	4	-
Bufo viridis	-	5 bis 6	-
Bufo calamita	-	5 - 6	-
Bombinator pachypus	-	8 - 9	-
Pelobates fuscus	-	12 - 14	-

Hingegen ist bei *Hyla arborea*, wie wir gehört haben, der größte Teil der Eier nach 72 Stunden ebenso lebensfähig wie zuvor, noch länger bei *Alytes obstetricans*. Die Eier von *Hyla* sind also neben denen von *Alytes* die einzigen unter den heimischen Anuren, welche

eine mehrtägige absolute Trockenperiode aushalten. Sie sind ferner, und dies erscheint für den Transformismus noch wichtiger, die einzigen, bei welchen die Besamung nicht im Wasser stattzufinden braucht. Wie auch aus HÉRON-ROYERS Versuchen an *Bufo vulgaris* und *Rana temporaria* [31, S. 282] hervorging, muß die Samenflüssigkeit bei den übrigen Arten, um ihren belebenden Einfluß auszuüben, unbedingt durch das Wasser vermittelt werden. Außer Wasser bleibt der Same unfruchtbar, ebenso die Eier, über welche er gespritzt wurde, ohne das Wasser als Zwischenträger passiert zu haben.

Daß die Eier von *Alytes* in bezug auf Besamung und Lebensfähigkeit im Trockenen eine Sonderstellung einnehmen, ist nicht zu verwundern: die Art und Weise ihrer Behandlung durch das sie behütende Tier läßt es begreiflich erscheinen, daß sie jene weitgehende Anpassung an trockene Umgebung erworben haben, läßt uns von vornherein erwarten, daß sie zugleich eine besondere, ihre Widerstandskraft unterstützende Struktur (faserige Elemente der beim Eingehen hart und elastisch, kautschukähnlich werdenden Gallerthülle!) besitzen müssen. Daß aber die Eier von *Hyla* diese merkwürdigen Eigenschaften teilen, läßt sich aus der Art ihrer Behandlung durch die elterlichen Tiere und aus ihren übrigen Existenzbedingungen zunächst nicht erschließen, denn die Regel ist ja doch die, daß der Laich des Laubfrosches von seinen Erzeugern ins Wasser, und zwar in viel Wasser, gebracht wird. Fast noch erstaunlicher als die Widerstandsfähigkeit des Laubfroschlaiches an sich ist die Tatsache, daß die Eihülle von *Hyla* ganz ähnliche, festigende Elemente enthält, überhaupt eine ähnliche Beschaffenheit aufweist, wie diejenige von *Alytes*. Das Ei von *Hyla* bringt also seine Eignung für das Trockenliegen, seine relative Unabhängigkeit vom Wasser schon von Hause aus mit, ohne daß wir, wie bei *Alytes*, imstande wären, jene Eignung als eine Folge allmählicher direkter Anpassung zu erklären. Wenigstens bei den mitteleuropäischen Laubfröschen ist eine solche Erklärung, so weit unsre häufig gemachten Beobachtungen reichen, nicht angängig.

Auf den ersten Blick kann nichts verschiedener aussehen, als einerseits der walnußgroße Klumpen Laubfroschlaich, welcher 800 bis 1000 Eier von nur 1 bis $1^1/_2$ mm Durchmesser enthält, jedes Ei umgeben von einer 4 mm dicken Gallertkugel; anderseits die im entwirrten Zustande 70 bis 200 cm lange, bloß 18 bis 86 Eier miteinander verbindende Laichschnur von *Alytes*, in der die einzelnen,

3 bis 5 mm im Durchmesser haltenden Eier, an denen normalerweise keine Gallerthülle wahrnehmbar ist, in Abständen von 4 bis 7 mm eingebettet liegen. Erst bei genauerer Untersuchung zeigen sich gewisse, mehr im feineren Bau beruhende gemeinsame Eigenschaften. Auf S. 74 habe ich hervorgehoben, daß die im Wasser aufgequollene, vor diesem Aufquellen unsichtbare Gallerte des *Alytes*-Eies ebenso gut die Differenzierung in Schichten erkennen läßt, wie diejenige andrer Anureneier, daß aber diese Schichten, namentlich die innerste, durch besonderen Reichtum und Stärke ihrer fibrillären Elemente ausgezeichnet sind. Genau dasselbe ist beim Laubfroschei der Fall, und es ist naheliegend, in jener faserigen Struktur der Gallerte einen festigenden Bestandteil derselben zu erkennen. Daß die Gallerthülle des Laubfroscheies nicht homogen ist, gibt auch De Bedriaga [3, S. 229] an; sie bestehe aus einer ziemlich derben, ovalrunden Substanz, welche den Dotter umgibt und ihrerseits wiederum von einer andern schleimigen Masse umschlossen wird. Nach Bruch [10] ist die Eihülle des Laubfrosches viel derber als bei andern Anuren und »besteht aus drei distinkten Schichten, während bei *Rana* und *Bufo* deren nur zwei zu unterscheiden sind«. Ein weiterer Berührungspunkt zwischen dem Ei von *Hyla* und *Alytes* liegt in der Färbung: beide besitzen vorherrschend gelbe Tönung; das *Alytes*-Ei wird von den Autoren dottergelb, ockergelb, strohgelb, quittengelb, bernsteingelb, braungelb und glänzend gelb genannt, die Laichkörner von *Hyla*, abgesehen von ihrem bräunlichen oder bräunlichgrauen Vitalpol, schwefelgelb, gelblichweiß und gelblich, wobei hervorgehoben wird, daß die Eier und jungen Quappen des Laubfrosches sich durch eben jene Gelbfärbung von allen andern Laich- und Larvenformen einheimischer Batrachier mit Leichtigkeit unterscheiden lassen. Wie ich mich überzeugt habe, ist die Gelbfärbung hier wie dort im wesentlichen darauf zurückzuführen, daß die Eier sich durch einen bedeutenden Überschuß an Nährsubstanz gegenüber der Keimsubstanz auszeichnen.

Dieser Dotterreichtum ist es denn auch, welcher es dem Embryo von *Hyla* ermöglicht, in der Eihülle weiterzuwachsen, wenn er unter dem Einflusse trockenen Mediums am rechtzeitigen Ausschlüpfen verhindert wird. Unter solchen Umständen dehnt sich die Eihülle, vermöge ihrer festen und elastischen Beschaffenheit dazu befähigt, stark genug aus, um dem über das normale Maß hinausgewachsenen Embryo hinreichenden Platz zu gewähren. Dann schwindet auch noch der auffallende Größenunterschied zwischen dem *Alytes*- und

dem *Hyla*-Ei: letzteres wird, die Gallerte selbstredend abgerechnet, im extremen Fall 4 mm lang und 3 mm breit (das *Alytes*-Ei 5 mm lang und $3^1/_2$ mm breit); im Verlaufe seiner Entwicklung hat es, wie aus dieser Doppeldimension zu ersehen, gleich dem herangewachsenen *Alytes*-Ei seine ursprünglich kugelige Gestalt aufgegeben und ist zum Ellipsoid geworden.

Zuguterletzt finden wir noch eine harmonierende Beziehung zwischen *Alytes*- und *Hyla*-Ei: bekanntlich erlangt der *Alytes*-Embryo unter allen europäischen Anuren das vorgeschrittenste Stadium der Entwicklung, ehe er das Ei verläßt; nächst ihm aber ist es, worauf auch Bruch [10] aufmerksam macht, der Embryo von *Hyla*, welcher im Ei die ansehnlichste Größe erreicht. Daß diese gleichbedeutend ist mit vorgeschrittener Entwicklung, geht aus der Bildung des Schwanzes hervor, welcher lang und fischähnlich ist und den ausschlüpfenden Larven, obwohl sie in der Regel noch keine Kiemen tragen, im Vergleich zu den im frisch ausgekrochenen Zustand sehr unvollkommenen, planarienähnlichen Larven andrer Anuren ein höher differenziertes Aussehen gibt.

10. Versuch (Parallelversuch zum 5. Versuch): **Aufzucht der Hyla-Larven im Wasser; Verlängerung und Verkürzung des Larvenlebens.** Den gemeinsamen Eigenschaften, welche die Eier von *Alytes* und *Hyla* schon von vornherein aufweisen, die sich aber, wie in den vorigen Abschnitten dargestellt, noch vermehrten, wenn man beide Eisorten bezüglich Feuchtigkeit oder Trockenheit der gleichen Behandlungsweise unterworfen hatte, reiht sich als eine weitere Übereinstimmung die Art und Weise an, wie die Jungen die Eihülle verlassen.

Was das Freiwerden der europäischen Anurenlarven im allgemeinen anbelangt, haben wir dreierlei Abstufungen zu unterscheiden, die von dem größeren oder geringeren Widerstand, den die Konsistenz der Hüllen dem Durchdringen seitens der Larven entgegensetzt, abhängen und sich demgemäß eng an die von den Larven unmittelbar vor dem Ausschlüpfen erreichte Entwicklungsstufe anschließen. — 1) Im einfachsten Falle vergehen die Eihüllen (Eihaut und Gallertschichten), sobald die Eier ihre Nachreife vollendet haben, weichen auf, lösen sich unter dem zersetzenden Einflusse des Wassers, so daß sie in Fetzen auseinanderfallen, und die junge Larve sieht sich ohne eignes Zutun ihrer Fessel ledig. Diese Art des Freiwerdens findet sich besonders typisch bei *Pelobates*

und *Bufo*, deren Larven sehr zeitlich und auf einer sehr niedrigen Stufe auskommen. 2) Die nächste Komplikation besteht darin, daß die bereits sehr aktiv gewordenen Embryonen durch häufige Umdrehungen, durch Zusammenkrümmen und rasches Wiederausstrecken des Leibes zu ihrer Befreiung beitragen; auch hier unterliegen die Hüllen nebstbei einem Zersetzungsprozeß, aber er tritt etwas später ein und geht langsamer vor sich, während die herangewachsenen Embryonen schon tatendurstig herausstreben, so daß die Zersetzung allein nicht mehr genügt, um sie freizulassen. Diese Art des Ausschlüpfens finden wir bei *Rana* und *Bombinator*, ferner, in verschärfter und etwas modifizierter Ausbildung bei *Hyla*, wo sie Bruch [10] mit folgenden Worten beschreibt: »Die Eihaut dehnt sich mit dem Wachstum der Embryonen merklich aus und verdünnt sich zugleich etwas, vergeht aber nicht wie bei den andern ungeschwänzten Lurchen, sondern es springt plötzlich, wie eine Fruchtkapsel, die äußere Schicht mit einem Querriß auf, um weit auseinander zu klaffen und die inneren, nicht mit zerreißenden Schichten der Eihaut austreten zu lassen. Die letzteren vergehen dann unmerklich wie bei den andern Batrachiern ohne Riß und Spalte, worauf die Embryonen, die sich schon im Ei lebhaft bewegt haben, frei werden.« 3) Der schwierigste Fall ist aber derjenige, in welchem die Eihüllen eine derart konsistente Beschaffenheit haben oder erlangen, daß sie selbst nach wochenlangem Aufweichen im Wasser nicht zerstört werden und ebenso wenig den Anstrengungen der sich krampfhaft hin- und herwindenden Embryonen nachgeben, somit unzerreißbar erscheinen. In solchen Eiern bleiben die Larven, bis ihre Hornkiefer sich entwickelt haben, mit denen sie dann die sie umschließende Wand durchbeißen und endlich mit energischem Ruck die so entstandene Öffnung erweitern, bis sie den völligen Ausbruch gestattet. In der Natur kommt diese letzte Art des Ausschlüpfens nur bei *Alytes* vor; unter den abnormen Verhältnissen jedoch, wie sie den Eiern von *Hyla* im Versuch Nr. 9, Reihe b und c, aufgezwungen wurden, kommt jene auch bei den Larven des Laubfrosches zur Geltung. Hingegen herrschen in Versuchsreihe a (Eier nach dem 72stündigen Trocknungsprozeß gleich ins Wasser übertragen) noch annähernd die natürlichen Verhältnisse, nur mit der Präzisierung, daß die Larven das Reißen der Hüllen und ihre darauffolgende Befreiung ausschließlich ihrer eignen Muskeltätigkeit verdanken: kein Aufweichen und Auflösen der Eihaut und Gallertschichten kommt ihnen dabei zu Hilfe.

Für das normal behandelte, d. h. zuerst auf mäßig feuchtem Lande behütete, nach vollendeter Reife ins Wasser gebrachte Ei von *Alytes obstetricans* hat HÉRON-ROYER den Vorgang des Ausschlüpfens am anschaulichsten beschrieben [33, S. 427—430]; ich kann seine Ausführungen, indem ich sie auf das laut Versuch Nr. 9, Reihe b (dunstgesättigter Raum) und c (feuchter Boden, offenes Gefäß, regelmäßiges Gießen) zur Nachreife gelangende Ei der *Hyla arborea* übertrage, fast Wort für Wort wiederholen: die Larve, welche auszuschlüpfen beabsichtigt, beginnt mittels ihrer bereits entwickelten Hornkiefer an der Eihaut zu nagen. Sobald sie einen kleinen Spalt fertiggestellt hat, schnellt sie gewaltsam heraus, indem sie ihren breiten und langen, mehrfach zusammengebogenen Schwanz an den dem Spalt entgegengesetzten Teil der Wandung anstemmt und dann mit plötzlichem Ruck ausstreckt. — Hierbei kommt es mitunter zu Unglücksfällen: manche Larven nagen größere, andre kleinere Löcher; war das Loch noch zu klein, so bleibt die Larve beim Herausschnellen stecken und krepiert, falls sie sich nicht doch noch durch gewaltige Anstrengungen, wobei es nicht immer ohne Schrammen oder selbst größere Wunden abgeht, befreien kann oder rechtzeitig künstlich befreit wird. Manchmal wieder dreht sich die Larve, nachdem sie die Wand auf der einen Seite schon dünn oder sogar schon eine kleine Öffnung hinein genagt hat, ungeduldig herum und nagt auf der gegenüberliegenden Seite weiter; auch in diesem Falle kann sie eingezwickt werden, denn der Schwanz gerät, wenn er sich nach der Umdrehung anstemmt, leicht in die zuerst entstandene Fuge, aus welcher er nicht mehr herausgezogen werden kann. Im ersteren Falle, wenn nur ein Loch, aber ein zu kleines, genagt worden war, wird der Kopf eingeklemmt, im letzteren Falle, wo zwei Löcher genagt worden sind, wird in das kleinere der Schwanz eingeklemmt. Ungeduldiges Umdrehen und doppelseitiges Benagen der Eihaut kommt namentlich in der Versuchsreihe c (offenes Gefäß, feuchter Boden, zweimaliges Besprengen täglich) häufig vor: wird ein Ei beim Spritzen von einem Tropfen getroffen, so quillt das Wasser durch die Hüllen bis zur Larve und übt auf sie einen Reiz aus; auch bläht es die Hüllen ein wenig und verschafft so der Larve mehr Umdrehungs- und Streckfreiheit. Zur Zeit des Begießens sieht man in einem reifen Laichklumpen fast alle Larven gleichzeitig mit dem Nagen beginnen; wenn aber der Reiz des auf die Eier tropfenden und in sie eindringenden Wassers wieder vorbei, das Medium nach dem Absickern und Verdunsten der über-

schüssigen Feuchtigkeit wieder relativ trocken geworden ist, stellen die Larven ihre Tätigkeit oft vorläufig ein: trotzdem sie schon weit vorgeschritten waren mit ihrem Werk, kauern sie sich nochmals zusammen und scheinen bis auf weiteres, nämlich bis zum nächstfolgenden Guß, ihren Wunsch, ins Freie durchzudringen, vergessen zu haben. Die in der elastischen Hülle etwa bereits entstandene Öffnung schließt sich wieder, gleich Löchern, die man mit einer feinen Nadel in Kautschuk oder Gummi sticht.

In den Reihen b und c des Versuches Nr. 9 setzt sich somit das Ausschlüpfen der *Hyla*-Larven, genau wie dasjenige normal behandelter *Alytes*-Larven, aus zwei Etappen zusammen: dem Nagen und dem Herausschnellen. Die leer zurückgelassene Eihülle bleibt, ebenfalls wie beim *Alytes*-Ei, noch längere Zeit unverändert liegen, ehe sie schließlich doch der Zersetzung anheimfällt und vergeht.

Bekanntlich steht bei *Alytes* die Embryonalentwicklung, welche auf dem Trockenen abläuft, in einem gewissen Gegensatze zur Postembryonalentwicklung, die nicht bloß, wie ja auch bei den übrigen europäischen Anuren, im Wasser zugebracht wird, sondern außerdem mit ihrer in der Regel mehr als volljährigen Dauer ungefähr die doppelte bis sechsfache Zeit als bei jenen beansprucht. Es folgt also auf die während der ersten, im Ei zugebrachten Lebenszeit statthabende Zurückhaltung vom Wasser gewissermaßen ausgleichsweise eine desto längere Periode vollkommenen Wasserlebens. Auch die Larven der *Hyla arborea* sind schon von vorneweg besonders gut für das Wasser ausgerüstet, worin sich abermals ein Konvergenzcharakter zwischen *Hyla* und *Alytes* offenbart: sie besitzen ein Schwimmwerkzeug par excellence in Gestalt des langen und breiten, in eine zarte, fadenähnliche Spitze auslaufenden Schwanzes, dessen feine, stark konvexe Flossensäume sich über die dorso-ventralen Schwanzränder hinaus weit auf die Medianlinien des Rumpfes hin erstrecken, der obere Saum fast bis zwischen die Augen, der untere bis jenseits des Afters (vgl. die Fig. 1, 2, 3 bei Boulenger [6, Taf. XLVI] und 6, 7, 8 bei demselben Autor [8, Taf. II]). Entsprechend diesem Schwimmwerkzeug ist das Benehmen der *Hyla*-Larven; Boulenger [8, S. 258] schildert es ungefähr wie folgt: Tiefe Sümpfe oder Teiche von klarem Wasser, mehr oder weniger reich mit Vegetation ausgestattet, sowie manchmal überschwemmte Steinbrüche sind die Wohnorte der graziösen Larven, die man im Frühsommer sehen mag, wie sie Fischen gleich

in allen Richtungen umherschwimmen, sehr unähnlich den meisten andern, die sich mehr in der Nähe des Grundes halten und nur um Luft zu holen an den Wasserspiegel kommen, sonst aber, träge sich sonnend, an den seichten Stellen ruhen. — Indessen verwandeln sich die Laubfroschlarven im Freileben und ebenso oder noch etwas früher im naturgemäßen Gefangenleben (Versuch Nr. 7) schon im Verlaufe des ersten Sommers, und zwar, Rösel [59] und Bruch [10] zufolge im August; und es ist meines Wissens nur ein einziger Fall von Überwinterung der *Hyla*-Larve im Freileben bekannt geworden, wovon Lessona [48, S. 322] Mitteilung machte.

Läßt man aber nun den Laich von *Hyla*, abgesehen von dem vorderhand auf künstlichem Wege nicht erzeugbaren Brutpflegeakt, die gleiche Entwicklung durchmachen, wie sie der von *Alytes* normalerweise absolviert, d. h. auf dem Lande, und kommen die Larven gleich beim Ausschlüpfen ins Wasser, so zeigen sie eine starke Tendenz zur Verlängerung ihres aquatilen Daseins. Solche Laubfroschlarven überwintern fast regelmäßig und lassen sich selbst durch gemäßigte Anwendung der einer beschleunigten Metamorphose günstigen Faktoren, als da sind plötzliches Hungernlassen nach vorausgegangener reichlicher Ernährung, Licht, Wärme, wenig, luftarmes und bewegtes Wasser, nur schwer von der Überwinterung abhalten. Ihre postembryonale Entwicklung dauert dann ungefähr 1 Jahr oder darüber, mit einem Wort, verläuft genau so wie diejenige von *Alytes*. Nach verstrichenem Jahr aber, wenn sie die bedeutende Größe von 55 bis 62 mm (statt 45 bis 49 mm) erreicht haben, kann man ihre Metamorphose nicht mehr verhindern, und das frisch verwandelte Fröschchen beginnt unweigerlich das baumkletternde Luftleben seiner Vorfahren.

Wieder im Gegensatze hierzu erreicht man wirkliche Neotenie, entschiedene Neigung, überhaupt nicht ans Land zu gehen, hartnäckiges, mehrjähriges Beibehalten der Larvencharaktere auch bei den Laubfroschlarven (wie bei den Geburtshelferkrötenlarven) nur dann, wenn auch die übrigen Bedingungen (verzögernde Faktoren wie plötzliches Mästen nach vorausgegangenem Hungernlassen, Dunkelheit, Kälte, viel luftreiches und ruhiges Wasser) durch potenzierte Zusammenwirkung dem Hinausschieben der Metamorphose möglichst förderlich sind.

11. Versuch (Parallelversuch zum 6. Versuch): **Aufzucht der Hyla-Larven auf dem Lande.** — Das letzte Experiment, von dem

zu berichten mir noch übrig bleibt, besteht in der weiteren Pflege von Laubfroschquappen außerhalb des Wassers, auf nur feuchtem Boden, und zwar sowohl ganz junger, eben aus dem Ei geschlüpfter Larven, als auch solcher, die vor ihrer Verwendung zu dem genannten Experiment bereits eine Weile im Wasser gelebt hatten.

Die Versuchsanordnung dabei ist genau die gleiche, wie beim entsprechenden Versuch (Nr. 6) des ersten Teiles, Seite 87 ff.: ein seichtes Gefäß wird bis nahe dem oberen Rande mit feuchter Lehmerde angefüllt, diese festgeknetet, ihre Oberfläche zur flachen, glatten Mulde gestaltet. In die Mulde kommen die Larven zu liegen und werden mittels eines Moospolsters zugedeckt. Moospolster und Erdboden, auch die Larven selbst sind morgens und abends mit Hilfe des Zerstäubers anzufeuchten; als Futter reicht man ihnen dann und wann ein wenig zu Schaum geschlagenes Eiweiß.

Ich habe schon oben der paradoxen Erscheinung Erwähnung getan, daß die Kaulquappen gerade derjenigen unsrer Froschlurche, die sich im ausgebildeten Zustand am meisten vom Wasser entfernt haben, wie *Alytes*, oder doch zu dieser Emanzipation starke Neigung zeigen, wie *Hyla*, in irgend einer Beziehung ihres Normalzustandes noch am engsten ans aquatile Leben gebunden sind, gleichsam als Kompensation, als Ersatz für das fast ausschließlich terrestrische Leben ihrer Erzeuger. Bei *Alytes* äußert sich das, wie mehrfach hervorgehoben, im ungewöhnlich langen Larvenleben, welches sich meist mehr als 1 Jahr lang über die Geburt hinaus ausdehnt, bei *Hyla* durch Vorhandensein des großen, feinbefloßten Ruderschwanzes. Trotz dieser starken Anpassung an das Leben unter Wasser sind es wiederum dieselben Larven, welche Wassermangel und gewaltsame Trockenhaltung am ehesten vertragen. *Alytes* übertrifft hierin, wie wir gehört haben, sämtliche heimische Anuren und nähert sich gewissen tropischen Arten; *Hyla* wetteifert damit, vorausgesetzt, daß schon der Laich unter besonderen, dem Luftleben günstigen Umständen heranreifte, erreicht zwar *Alytes* nie in bezug auf diese Widerstandskraft, kommt aber dafür einem andern, dem nächst *Alytes* widerstandsfähigsten Batrachier, *Pelobates* nämlich (vgl. die Zusammenstellung auf S. 94), sehr nahe.

Nach dieser Feststellung ist es nicht mehr berechtigt, wenn Héron-Royer [31, S. 284] auf die geniale Vermutung Jourdains [37], man könne vielleicht experimentell *Alytes obstetricans* der direkten Entwicklung von *Hylodes martinicensis* nahebringen, unter anderm einwendet, daß gerade die langdauernde Larvenperiode von *Alytes* im Gegensatze zum gänzlichen Entfallen derselben bei *Hylodes*, jenen Versuch unmöglich mache.

Bringt man eine Anzahl *Hyla*-Larven, welche, wie z. B. Larven aus Versuch Nr. 7, einem vom Zeitpunkt der Ablage an normal im Wasser befindlichen Laichklumpen ihre Entstehung verdanken, so gehen sie, wie schon auf Seite 94 erwähnt, binnen wenigen (3 bis 7) Stunden zugrunde. Nimmt man aber zu diesem Versuch die gleiche Anzahl von Larven, welche einem Laichklumpen entstammen, der, bevor er ins Wasser gelangte (Versuch Nr. 9, Reihe a), einen Vertrocknungsprozeß aushalten mußte, so fällt das Ergebnis bereits etwas besser aus; noch besser, wenn der betreffende Laichklumpen überhaupt nie direkt ins Wasser kam, sondern (Reihe b) seine Entwicklung in dunstgesättigtem Raume zurücklegte, am besten endlich, wenn er die Zeit seiner Nachreife (Reihe c) in offenem Gefäße, auf feuchtem Boden zubrachte.

Larven aus dem 9. Versuch, Reihe a, halten sich, unmittelbar nach ihrem Auskriechen ans Land gebracht, 2 bis 3 Tage, aus Reihe b 5 bis 8 Tage, aus Reihe c 7 bis 11 Tage ohne Wasser und offenbaren großenteils die gleichen biologischen Eigenschaften, wie ich sie im Versuch Nr. 6 bei trockenliegenden Quappen der Geburtshelferkröte ausführlich beschrieben habe.

Die angegebene Anzahl von Tagen gilt, wie gesagt, für junge Larven, die zu »Landlarven« gemacht worden waren, ohne zwischen ihrem Ausschlüpfen und dem Beginn des Experimentes ins Wasser gekommen zu sein. Sie erreichen innerhalb der Maximalzeit, die sie außer Wasser zu leben vermögen (d. i. also 11 Tage), eine Gesamt-Körperlänge von 28 bis 31 mm, haben mithin, da die in Versuchsreihe c ausschlüpfenden Larven im Moment des Ausschlüpfens 14 bis 16 mm lang waren, eine Wachstumsstrecke von durchschnittlich $14^1/_2$ mm zurückgelegt, oder, anders ausgedrückt, an Länge um ungefähr das Doppelte ihres anfänglichen Ausmaßes zugenommen. Ältere Larven, die gezwungen werden, ihr Dasein auf feuchtem Boden, außer Wasser zu fristen, nachdem sie vorher schon einige Zeit in ihrem heimischen Element zugebracht haben, sind stets sehr hinfällig, gleichgültig, welche Trockenheitsbedingungen deren Stammlaich durchgemacht hat; da sie binnen längstens 25 Stunden nach ihrer Versetzung ans Trockene sterben, sind sie zu dem beschriebenen Versuch nicht weiter zu gebrauchen.

Hingegen wiederholen die jungen, gleich nach Abschluß ihrer Embryonalentwicklung zum Experiment herangezogenen Landlarven von *Hyla*, wie schon oberflächlich erwähnt, die meisten und wichtigsten Entwicklungserscheinungen, durch welche sich die Land-

larven von *Alytes* so sehr auszeichnen, als da sind: erstens frühzeitige Entwicklung der Hautdrüsen und starke Schleimabsonderung derselben behufs Vermehrung der Feuchtigkeit; zweitens Verdickung des Integuments, namentlich auf der Ventralseite; drittens abnorm zeitige Anlage der Lungen und Erlangung von deren endgültiger wabiger Struktur behufs Ausübung der Luftatmung; viertens Funktion der Kiemenhöhle als kleines Wasserreservoir, um auch die Kiemenatmung nicht ganz außer Betrieb setzen zu müssen; fünftens zweckmäßige, auf Erhaltung der Feuchtigkeit abzielende motorische Äußerungen, namentlich enges, klumpenweises Aneinanderdrängen aller Exemplare; sechstens beschleunigter Eintritt der Metamorphose nach Wiedergewinnung des Normalmediums; siebentes geringe Körpergröße (10 bis 12, statt 13 bis 18 mm von der Schnauzenspitze zum Steiß) der so verfrüht metamorphosierten Jungen; achtens langsameres und unvollkommneres Regenerieren der den Landlarven abgeschnittenen Teile.

Teilweise fallen diese Entwicklungserscheinungen nicht mehr in die Zeit des Trocken-, sondern schon wieder in die Zeit des Wasserlebens, wie z. B. die unter drittens und selbstredend die unter sechstens und siebentes aufgeführten, da ihnen, um voll einzutreten, während des nicht einmal ganz zweiwöchentlichen Landlebens nicht genug Zeit bleibt; ihre Deutlichkeit hat nichtsdestoweniger kaum darunter zu leiden, der einmal gegebene Anstoß genügt, um sie, selbst unter veränderten Verhältnissen, zur Auslösung zu bringen.

Zum Regenerationsversuch konnten hier nur Schwanzamputationen herangezogen werden, da die Gliedmaßen, solange sich die Larven auf dem Lande befinden, noch nicht vorhanden sind.

Es bleiben noch drei Entwicklungsphänomene übrig, welche bei den Landlarven von *Alytes* aufgefallen waren, die ich aber bei denen von *Hyla* niemals bemerkt habe: erstens, ihr Schwanzflossensaum war demjenigen der Wasserlarven gegenüber nicht wirklich verschmälert, sondern nur, da er, um sich voll zu entfalten, unbedingt des spezifisch schwereren Wassers bedarf, umgeklappt, sowie an den Rändern etwas verschrumpft, die fadenähnliche Spitze vertrocknet; zweitens, an der Muskelpartie des Schwanzes war keinerlei laterale Verdickung zu bemerken; drittens, jenes monströs frühreife Rückbilden der Hornkiefer und Erscheinen des breitgespaltenen Froschmaules, verbunden mit radikalem Um-

schlag der Ernährungsweise vom Omnivoren zum Carnivoren, blieb ebenfalls aus: die Larven behielten bis nahe an ihre, allerdings schon in 30 bis 40 Tagen, vom Abschluß eines 11tägigen Trockenlebens an gezählt, stattfindende Verwandlung, mindestens aber bis nach dem Erscheinen beider Gliedmaßenpaare ihren larvalen Kieferapparat. Zeigt sich zwar auch, im ganz zuletzt genannten Fall, eine gewisse Verfrühung der Kieferumbildung, so ist sie doch wenig deutlich: das bei den Landlarven des Laubfrosches im Vergleich zu *Alytes* viel kürzere Trockenleben reicht eben in seinen Wirkungen nicht soweit, um derartig monströse Körpervariationen, die bereits in eine, geraume Zeit nach Beschluß des Trockenaufenthaltes ablaufende Periode entfallen, durchzusetzen.

Ich bin am Ende meiner Betrachtungen angelangt. Mögen auch die aus den Versuchen gewonnenen Resultate und Hypothesen in vielfacher Beziehung noch unvollständig und der Nachprüfung bedürftig sein, — so viel ist mir doch wohl gelungen: bei zwei Arten ungeschwänzter Amphibien eine extreme Anpassung der Eier und Larven an den Wasseraufenthalt einerseits, an den Landaufenthalt anderseits zu bewirken, wobei sich auch gewisse Annäherungen der Fortpflanzungsakte ergeben. Im Gefolge dieser öcologischen Artvariationen aber sind ferner bereits recht tiefgehende morphologische Variationen vor sich gegangen, und zwar noch im Lebenslauf eines und desselben Exemplars, ohne Mitwirkung der Vererbung. Ich darf daher schließen mit den nunmehr nachgewiesenen Worten aus der Einleitung: Veränderungen des Fortpflanzungsgeschäftes müssen notwendigerweise am raschesten körperliche Veränderungen nach sich ziehen; künstliche Schwankungen in der Zeugung und Entwicklung sind das aussichtsreichste Mittel, den Umweg möglichst kurz zu gestalten, der über den Wechsel der Lebensweise zum Wechsel der Gestaltung führt!

Zusammenfassung.

Wenn wir nochmals alle Versuche überblicken, welche wir an *Alytes* und *Hyla* anzustellen Gelegenheit nahmen, und die, obschon Eier und Larven der genannten zwei Anuren-Genera den verschiedensten äußeren Faktoren ausgesetzt worden waren, doch samt und sonders darauf abzielen, dieselben zu einem einzigen Faktor, der Feuchtigkeit, in positiver oder negativer Richtung bestimmte

Beziehungen gewinnen zu lassen, — wenn wir alle gemachten Beobachtungen Revue passieren lassen, so ergibt sich eine komplizierte Reihe von Entwicklungserscheinungen, die ich hier als bloße Tatsachen wiedergebe, ohne eine theoretische Erklärung zu unternehmen.

Zuerst zeitigen wir *Alytes*-Laich in seinem Normalmedium, das ist auf dem Lande, und verfolgen bei den ausschlüpfenden, ins Wasser drängenden Larven einen im Vergleich zu dem andrer Anuren vielmal längeren Entwicklungsgang; wir zeitigen gleichzeitig auch *Hyla*-Laich auf dem Lande und erhalten Larven, die ebenfalls 1 Jahr, statt nur mehrere Wochen, zu ihrer Ausbildung benötigen. Dann bringen wir *Hyla*-Laich in seinem Normalmedium, das ist im Wasser, zur Reife, und die im Mai daraus geborenen Larven verwandeln sich schon im August des nämlichen Jahres; ebenso wenn *Alytes*-Laich sich abnormerweise im Wasser entwickelt: aus den Larven entstehen in gleich kurzer Zeit die jungen Kröten.

Nun eine zweite Gegenüberstellung von komplementären Experimenten. Wir zeitigen *Alytes*-Laich abermals auf dem Lande, lassen aber die eben ausschlüpfenden Larven nicht sogleich ins Wasser, sondern erst nach etlichen Wochen erzwungenen Landlebens, — nachher doch in ihr heimisches Element gelangt, streben sie danach, es sobald wie nur möglich wieder zu verlassen, indem sie ihre Metamorphose unter Aufbietung drängender, zum Teil monströs frühreifer Entwicklungsphänomene in außerordentlichem Maßstabe beschleunigen; auf dem Lande ausgereifter *Hyla*-Laich erzeugt gleichfalls leidlich ausdauernde Landlarven, die nach wiedergewonnenem Normalmedium überaus rasch der Verwandlung entgegeneilen. Wenn der *Hyla*-Laich hingegen submers gehalten wird, so sind die Larven auf dem Lande nicht existenzfähig; gleiche Hinfälligkeit macht auch die aus submers gereiftem *Alytes*-Laich auskommenden Larven zu dem bezeichneten Experiment untauglich und beschränkt deren Daseinsmöglichkeit während der ganzen Dauer ihrer postembryonalen Entwicklung auf das Wasser.

Fassen wir das Resümé noch anders, wobei wir ihm einige in der vorhergehenden Zusammenstellung nicht berücksichtigte Befunde einreihen:

1) Die extremste Anpassung an das Land tritt sowohl bei *Alytes* als auch bei *Hyla* dann ein, wenn schon der Laich sich auf dem Lande befand und wenn den frisch ausgeschlüpften Larven zunächst die Gelegenheit entzogen wurde ins Waser zu gleiten; darf

ihnen zwar diese Gelegenheit für die dann noch restliche Epoche der Postembryonalentwicklung nicht vorenthalten werden, so sorgt doch eine vorzeitig eintretende Metamorphose dafür, daß alsbald wieder das Luftmedium in seine Rechte tritt. Das Wasserleben ist in diesem Falle auf eine ganz kurze, rasch vorübergehende Zwischenperiode beschränkt. — Beschleunigung der Metamorphose und infolgedessen rascher Übergang ins terrestrische Medium kann außerdem noch durch eine Reihe einfacher äußerer Faktoren: Helligkeit, hohe Temperatur, Luftarmut, geringe Quantität und Unruhe des Wassers, plötzliches Hungern nach vorausgegangener Mästung, erreicht werden, und zwar sowohl, wenn nur einer von diesen Faktoren allein, als auch in stärkerem und stärkstem Grade, wenn einige und wenn alle zusammen einwirken.

2) a. Die extremste Anpassung an das Wasser (Neotenie der Larven) tritt bei *Alytes* dann ein, wenn die Embryonen auf einem abnorm frühen Stadium, und zwar so lange sie noch äußere Kiemen tragen, aus dem Ei operiert und ins Wasser versetzt werden; außerdem ist Neotenie zu erreichen bei Anwendung einer Reihe einfacher äußerer (denen des vorigen Punktes entgegengesetzter) Faktoren: Dunkelheit, niedrige Temperatur, Luftreichtum, große Quantität und Ruhe des Wassers, plötzliches Mästen nach vorausgegangenem Hunger.

2) b. Die extremste Anpassung an das Wasser (Neotenie der Larven) tritt bei *Hyla* nur dann ein, wenn der Larvenzustand durch künstlich gesteigertes Zusammenwirken aller vorgenannten, der Metamorphose hinderlichen Faktoren möglichst lange erhalten wird.

3) Zwischen diesen beiden, einander konträren Extremen gibt es bei *Alytes* wie bei *Hyla* je zwei reciprok sich ergänzende Mittelwege:

a. Relativ langes Larvenleben, bei *Alytes* normal, bei *Hyla* abnormal (doch keine eigentliche Neotenie) bei denjenigen Kaulquappen, die terrestrisch erzogenem Laich ihre Entstehung verdanken, aber nach dem Auskriechen ohne Verzug ins Wasser gelangen konnten.

b. Relativ kurzes Larvenleben, bei *Hyla* normal, bei *Alytes* abnormal (doch ohne monströse Frühreife) bei denjenigen Kaulquappen, die aus submers erzogenem Laich geboren wurden.

Diesen experimentellen Ergebnissen, welche als Hauptinhalt der Arbeit gelten dürfen, reihen sich folgende, enger oder loser mit ihnen verknüpfte Resultate an[1]):

1) Die Eier von *Alytes obstetricans* entwickeln sich ohne die ihnen normalerweise zuteil werdende Brutpflege des väterlichen Tieres ebenso gut und rasch, wie mit jener Brutpflege.

2) Das Ausschlüpfen der einzelnen Larven aus einem nicht vom Männchen getragenen Eierballen nimmt mehr Zeit in Anspruch, jedoch nicht, weil die Entwicklung in solchen Eiern langsamer vor sich geht, sondern nur, weil die Larven auf Selbstbefreiung durch ihre Kiefer- und Muskeltätigkeit angewiesen sind und nicht durch die Schwimmbewegungen des Männchens unterstützt werden.

3) Feuchtigkeit, Helligkeit und höhere Temperatur, ebensowohl jeder dieser drei Faktoren für sich allein, wie mit den anderen beiden kombiniert, wirken beschleunigend; Trockenheit, Dunkelheit und niedrige Temperatur in gleicher Weise verzögernd auf die Entwicklung der *Alytes*-Embryonen ein.

4) Die frisch ausgekrochenen *Alytes*-Larven befinden sich, unabhängig von den Licht- und Feuchtigkeitsbedingungen, denen die Eier ausgesetzt waren, und unabhängig von der Ausübung oder dem Wegfall männlicher Brutpflege annähernd auf ein- und derselben Entwicklungsstufe.

5) Sie unterscheiden sich nur durch ihre Pigmentierung, wobei feucht und im Licht gehaltener Laich dunkelfarbige, trocken und im Finstern gehaltener Laich hellfarbige Larven liefert. Schon das Ei selbst trägt, je nachdem es unter diesen oder jenen Bedingungen gezeitigt wurde, schwächere oder stärkere Pigmentierung zur Schau.

6) Jedoch ist es mit Hinzuziehung erhöhter Temperatur in Verbindung mit trockener Umgebung möglich, die *Alytes*-Embryonen bis zu vorgeschritteneren Ausbildungsgraden im Ei festzuhalten.

7) In sehr trockenem Medium tragen die *Alytes*-Männchen ihre Eierschnüre über den Moment völligen Leerwerdens hinaus, weil die hier hartgewordene äußere Umhüllung sich schwer abstreifen läßt; in sehr feuchtem Medium gleiten die Schnüre oft vor der

[1]) Die auf spekulativem Wege erschlossenen Resultate erscheinen in der Aufzählung eingeklammert; die übrigen beruhen auf dem Experiment oder auf direkter Beobachtung.

Auskriechezeit von den Schenkeln der Männchen, weil die weich gebliebene Gallerthülle hier nicht fest anhaftet.

8) Manchmal legen gefangene Geburtshelferkröten ihre Eierschnüre ins Wasser ab: diese werden den Weibchen von deren Männchen aus der Cloake gezogen (Geburtshilfe) und befruchtet, aber das Wickeln um die männlichen Schenkel unterbleibt (keine Brutpflege).

[9) Das Prinzip der Brutpflege, wie es sich bei *Alytes* findet, dürfte durch das Ruhebedürfnis der Batrachier verursacht worden sein, d. h. durch das Bestreben, auch zur Laichzeit einen so ausgedehnten Aufenthaltswechsel, wie ihn die Suche nach Laichgewässern bedingt, zu vermeiden.]

10) Einzelne, atavistisch veranlagte *Alytes*-Eier kommen auch unter Wasser zur Entwicklung; ihre Gallerthülle quillt gerade so auf, wie diejenige andrer Anuren-Eier, und läßt im frischgequollenen Zustande drei Schichten unterscheiden.

11) Diese Gallertschichten, am meisten die innerste, sind bei den Eiern von *Alytes* und *Hyla* nicht strukturlos, sondern zeichnen sich durch ihren Reichtum an fibrillären Elementen aus, die einen festigenden Bestandteil dieser Hüllen zu bilden scheinen.

12) Im Wasser befindliche *Alytes*-Eier entlassen ihre Larven auf einem relativ niedrigen Stadium, nämlich solange sie noch äußere Kiemen tragen. Ihre Befreiung erfolgt, da sie noch keine Hornzähne besitzen, lediglich durch Zusammenkrümmen und Wiederausstrecken des Rumpfes, infolge welcher Bewegung die Hüllen zerplatzen.

13) Hingegen erfolgt die Selbstbefreiung der Larven aus dem auf dem Lande gezeitigten *Alytes*- und *Hyla*-Ei in der Weise, daß die bereits mit hornigen Lippen versehenen Larven Löcher in die Hüllen nagen und letztere erst dann durch Anstemmen des Schwanzes gegen die Wand und kräftiges Ausstrecken des vorher zusammengebogenen Rumpfes sprengen.

14) Der *Alytes*-Embryo kann auf jenem mit äußeren Kiemen versehenen Stadium auch durch operativen Eingriff in eine frei im Wasser lebende Larve umgewandelt werden. Alle so behandelten Exemplare wachsen zu partiell neotenischen Tieren heran.

15) Bei diesen vorzeitig dem Ei entnommenen Larven unterliegen die äußeren Kiemen, das Integument und andre Teile des Körpers adaptiven Veränderungen, welche durch das Wasserleben bedingt sind.

16) Die deutlichsten dieser Veränderungen betreffen die Kiemen, welche sich in folgender Weise der Wasseratmung anpassen:

a. Durch Verkürzung, und zwar reine Resorption oder nebenhergehendes Abfallen der Spitzen (Verminderung der respirierenden Oberfläche).
b. Durch Bildung eines stärkeren Epithels.
c. Durch Bildung reichlicheren Pigments.
d. Durch Einschränkung der capillaren Blutgefäße.

17) Verzögerung der Metamorphose kann außerdem noch erzielt werden durch folgende äußere Faktoren: Dunkelheit, niedrige Temperatur, Luftreichtum, große Quantität und Ruhe des Wassers, intensive Nahrungszufuhr nach vorausgegangener knapper Ernährung; Beschleunigung der Metamorphose durch Helligkeit, hohe Temperatur, geringe Quantität und mechanische Bewegung des Wassers (Luft- und Wasserströmungen, Wirbel, Wellenschlag), sowie durch Verwundungen und knappe Nahrungszufuhr nach vorausgegangener intensiver Ernährung.

18) Dem gegenüber spielt die Wassertiefe als solche und die Beschaffenheit der Ufer (flach oder steil: bequeme oder unbequeme Gelegenheit zum Verlassen des Wassers) keine Rolle für die Einhaltung oder Verschiebung des Verwandlungstermins.

19) Die Eier der meisten Anuren vermögen einem Eintrocknungsprozeß standzuhalten, dessen Dauer abhängig ist von dem Wahrscheinlichkeitsgrad des Austrocknens der von den einzelnen Anurenspecies bevorzugten Laichgewässer. Bezüglich dieser Widerstandsfähigkeit stehen die Eier von *Alytes* und *Hyla* (72 Stunden bei der letzteren Gattung) unter denen der andern mitteleuropäischen Anuren bei weitem an erster Stelle.

20) Die Eier von *Alytes* und *Hyla* sind ferner die einzigen, bei welchen die Besamung auch außer Wasser wirksam ist.

21) Aus *Hyla*-Eiern, die außer Wasser befruchtet worden sind, schlüpfen die Larven erst auf vorgeschrittenerem Stadium aus, als wenn die Befruchtung unter Wasser stattgefunden hätte, und zwar:

a. Wenn der Laich nach der in der Luft erfolgten Befruchtung ins Wasser gelegt wird, schlüpfen die Larven, wenn ihre äußeren Kiemen auf dem Höhepunkte der Entwicklung stehen.
b. Wenn der in der Luft befruchtete Laich in dunstgesättigtem Raume reift, schlüpfen die Larven mit bereits im Rückgange begriffenen äußeren Kiemen.

c. Wenn solcher Laich in offenen Gefäßen, auf feuchtem Boden reift, schlüpfen sie meist ohne äußere Kiemen, mit fertigem Spiraculum.

22) Bei diesen verspätet im Ei bleibenden *Hyla*-Larven unterliegen die äußeren Kiemen, das Integument und andre Körperteile adaptiven Veränderungen, welche durch das Leben im Ei bedingt sind.

23) Die deutlichsten dieser Veränderungen betreffen die Kiemen, die sich in folgender Art der Respiration im Ei anpassen:

a. Durch Streckung (Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche).
b. Durch Bildung eines dünneren Epithels.
c. Durch Vermehrung der Capillargefäße.

24) Die Larven der meisten Anuren vermögen einige Zeit außer Wasser, auf nur feuchtem Boden, am Leben zu bleiben, was eine funktionelle Anpassung an das Austrocknen der Laichgewässer darstellt. Für die graduellen Verschiedenheiten derselben bei den einzelnen Anurenarten läßt sich die gleiche Stufenleiter aufstellen, wie für die Eintrocknungsfähigkeit der Eier.

25) Unter den mitteleuropäischen Anuren verweilen die Larven von *Alytes* (4 Wochen), *Pelobates* (2 Wochen) und *Hyla* (11 Tage) am längsten ohne Schaden auf dem Lande, und zwar unter Bedingungen, welche eine Annäherung an die Entwicklungsverhältnisse gewisser tropischer Anuren, besonders des *Leptodactylus mystacinus*, hervorbringen.

26) Die Landlarven zeichnen sich den Wasserlarven gegenüber durch folgende morphologische und physiologische Phänomene aus:

a. Verdickung des gesamten Integuments, namentlich des ventralen, welches mit dem Boden in Reibung kommt.
b. Frühe Entwicklung der Hautdrüsen und rege Schleimabsonderung derselben.
c. Zeitige Entwicklung der Lungen und Ausbildung von deren endgültiger wabiger Architektur.
d. Funktion der Kiemenhöhle als Wasserreservoir.
e. Zweckmäßige motorische Äußerungen, namentlich klumpenweises Aneinanderdrängen aller Exemplare behufs Erhaltung der Feuchtigkeit.

Hierzu kommen noch bei den am längsten ausdauernden *Alytes*-Landlarven:

f. Verschmälerung des Schwanzflossensaumes.

g. Laterale Verdickung der Muskelpartie des Schwanzes.

27) Die regenerative Potenz bei den Landlarven ist geringer als bei den Wasserlarven: amputierte Schwänze und Extremitäten brauchen, um sich zu erneuern, bei jenen die doppelte Zeit, als bei diesen; auch bleibt der Regenerationsprozeß bei Landlarven vorgerückten Stadiums unvollkommen.

28) Gleich mehreren tropischen, auf Bäumen lebenden Fröschen benutzt auch *Hyla arborea* abweichend von ihrem sonstigen Laichverfahren zuweilen — im Freien wie in Gefangenschaft — kleine Wasseransammlungen auf Pflanzen (in tüten- und rinnenförmigen Blättern, in Blattwinkeln, vielleicht auch hohlen Baumstämmen), um ihre Eier darin abzulegen.

29) In diesen geringen, dürftigem Lichte zugänglichen Wassermengen ist die Embryonalentwicklung eine verlangsamte, ebenso die Postembryonalentwicklung bis zum Stadium mit Hinterbeinen, von welchem an eine starke Beschleunigung eintritt. Schließlich aber ist die Gesamtdauer der Entwicklung bis zum Imago doch ein wenig länger als unter normalen Umständen.

[30) Die Tendenz, den Fortpflanzungsakt ebenda zu erledigen, wo sich das übrige Leben abspielt (also Vermeidung des Aufenthaltswechsels zur Paarungszeit, vgl. Punkt 9), dürfte für jene Instinktvariation des laichenden Laubfrosches ursächlich sein. Sie wird unterstützt durch zeitlichen oder örtlichen Wegfall des Winterschlafes (gleichbedeutend mit Wegfall des Zwanges, im Erdboden Schutz vor Kälte zu suchen und bei diesem Anlasse von den Bäumen zu steigen), sowie durch örtlichen oder zeitlichen Wassermangel des Bodens im Gegensatze zu kleinen, aber regelmäßigen Wasserreservoiren auf und in Gewächsen.]

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1) Barfurth, Dietrich, Versuche über die Verwandlung der Froschlarven. Schultzes Archiv f. mikr. Anatomie u. Entwicklungsgesch. Bd. 29. Bonn 1887. S. 1—28.

2) —— Der Hunger als förderndes Prinzip in der Natur. Schultzes Archiv f. mikr. Anatomie u. Entwicklungsgesch. Bd. 29. Bonn 1887. S. 28—34. Taf. I Fig. 1—5.

3) Bedriaga, Jaques de, Die Lurchfauna Europas. I. Band: Anura, Froschlurche. Bull. Soc. Nat. Moscou 1889. S. 210—422, 466—622. Auch separat erschienen, Moskau 1891: Alytes S. 343—369, Hyla S. 213—240.

4) Boulenger, George Albert, Catalogue of the Batrachia Salientia s. Ecaudata in the Collection of the British Museum. London 1882.

5) —— Remarks in Connexion with the preceding Note (i. e. On the Oviposition in Phyllomedusa Iheringii by Dr. H. von Ihering). Annals and Magazine of Natural History. V. series. Vol. XVII. London 1886. p. 463—464.

6) —— A Synopsis of the Tadpoles of the European Batrachians. Proceedings of the Zoological Society of London 1891. Hyla p. 610—611; Pl. XLVI fig. 1, 2, 3. Alytes p. 622—624. Pl. XLVII fig. 6, 7, 8.

7) —— On the Nursing-habits of two South-American Frogs. Proc. Zool. Soc. London 1895. p. 209, 210. Pl. X.

8) —— The Tailless Batrachians of Europe. London 1897/98. Alytes Part I. p. 163—178. Pl. VII, VIII and Pl. I Fig. 4, 5, 6; Hyla Part II, p. 247—261. Pl. XIV, XV and Pl. II in Part I Fig. 6, 7, 8.

9) Brehm, Alfred Edmund, Tierleben. VII. Band: Kriechtiere und Lurche. 2. Aufl. 1878. Hyla S. 556—560, Alytes 586—589; 3. Aufl. 1892, Hyla S. 713—718, Alytes S. 731—734.

10) Bruch, Carl, Neue Beobachtungen zur Naturgeschichte der einheimischen Batrachier. Würzburger Naturwissenschaftliche Zeitschr. IV. Band. 1863. S. 92—151.

11) —— Über die Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans). Fünfter Bericht des Offenbacher Vereins für Naturkunde. 1864. S. 51—54. 1 Figur.

12) Brunk, Albert, Ein neuer Fall von Entwicklungshemmung bei der Geburtshelferkröte. Der zoologische Anzeiger. V. Jahrg. Leipzig 1882. Nr. 104. S. 92—94.

13) Chauvin, Marie von, Über das Anpassungsvermögen der Larven von Salamandra atra. Zeitschr. f. wiss. Zool. 29. Band. Leipzig 1879. S. 324—352. Taf. XXII.

14) Davenport, Charles Benedict, Experimental Morphology. Part I. New-York 1897. Hydrotaxis p. 66, Rheotaxis p. 108, Geotaxis p. 114, Thermotaxis p. 258 ff.

15) Demours, J., Le petit Crapaud terrestre, accoucheur de sa femelle. Histoire de l'Académie Royale des sciences. Paris 1741. p. 28.

16) Dürigen, Bruno, Zur Fortpflanzung und Entwicklung der Knoblauchskröte. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienk. VI. Jahrg. Magdeburg 1895. p. 51—53.

17) —— Zur Kenntnis der Geburtshelferkröte. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienk. VI. Jahrg. Magdeburg 1895. p. 140—142, 152—153, 174—176.

18) —— Deutschlands Amphibien und Reptilien. Magdeburg 1897.

19) Eimer, G. H. Theodor, Orthogenesis der Schmetterlinge. Leipzig 1897. S. 1 ff.

20) Fatio, Victor, Faune des Vertébrés de la Suisse. Vol. III. Genève et Bâle. 1872. Alytes p. 358—365, Hyla p. 423—431.

21) Fischer-Sigwart, H., Die Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans), nach Beobachtungen im Terrarium, mit besonderer Berücksichtigung ihrer Entwicklung und Verwandlung. Die Natur. 34. (N. F. 11.) Band. Halle a. S. 1885. S. 1—3, 27—30. 7 Fig.

22) —— Salamandra maculosa. Die Natur. 34. (N. F. 11.) Band. Halle a. S. 1885. S. 486—487, 493—495. 35. (N. F. 12.) Band. 1886. S. 462—465, 472—475.

23) —— Das Tierleben im Terrarium. Zofingen 1889. S. 61.

24) Frank, Ad. Die Reptilien und Amphibien Deutschlands. Leipzig 1881.

25) Goeldi, Emil August, Contribution to the Knowledge of the Breeding-habits of some Treefrogs (Hylidae) of the Serra dos Orgaos. Rio de Janeiro, Brazil. Proc. of the Zool. Soc. London 1895. p. 89—97. 2 Fig.

26) Hartmann, C., Die Geburtshelferkröte. Natur und Haus. VI. Band. Berlin 1897/98. Heft 18. S. 281—282.

27) —— Geburtshelferkröte (Alytes). Natur und Haus. VIII. Bd. Berlin 1899/1900. Heft 14. S. 251—252.

28) —— Alytes obstetricans. Natur und Haus. XIII. Band. Berlin 1904/05. Heft 20. S. 309—310.

29) Hensel, Reinhold. Beiträge zur Kenntnis der Wirbeltiere Südbrasiliens. Troschels Archiv f. Naturgesch. 33. Jahrg. I. Band. Berlin 1867. S. 120—162.

30) Héron-Royer, Des Nuances diverses des Têtards de Batraciens Anoures et des Causes qui les produisent. Bulletin de la Société Zoologique de France. III. vol. Paris 1878. p. 62—65.

31) —— Recherches sur la Fécondité des Batraciens Anoures Alytes obstetricans, Hyla viridis et sur la Fécondation des Oefs du Bufo vulgaris dans l'Obscurité. Bull. Soc. Zool. France. III. vol. Paris 1878. p. 278—285.

32) —— Note sur l'Hybridation des Batraciens Anoures et ses Produits congénères et binégères. Bull. Soc. Zool. France. VIII. vol. Paris 1883. S. 397—416. 3 Fig.

33) —— Recherches sur les Caractères embryonnaires externes de l'Alyte accoucheur (Alytes obstetricans) a partir de la ponte jusqu'a l'éclosion de la larve. Bull. Soc. Zool. France. VIII. vol. Paris 1883. p. 417—436. Planche XIII.

34) —— Note sur un forme de Rainette nouvelle pour la faune francaise (Hyla barytonus). Bull. Soc. Zool. France. IX. vol. Paris 1884. p. 221—237. 1 Fig. Planche IX.

35) —— Sur la reproduction de l'Albinisme par voie héréditaire chez l'Alyte accoucheur et sur l'Accouplement de ce Batracien. Bull. Soc. Zool. France. XI. vol. Paris 1886. p. 671—679.

36) —— et van Bambeke, Charles, Le Vestibule de la Bouche chez les Têtards des Batraciens Anoures d'Europe; sa Structure, ses Caractères chez les diverses espèces. Archives de Biologie de van Beneden et van Bambeke. Tome IX. Paris et Leipzig 1889. Alytes p. 258—291. Pl. XXII Fig. 1; Hyla p. 245—250. Pl. XV Fig 1.

37) Jourdain in der Revue internationale des sciences. 1878. Nr. 7.

38) de l'Isle du Dréneuf, Arthur, Memoire sur l'Alyte accoucheur. Annales des sciences naturelles. 1873.

39) —— Note sur l'Accouplement de l'Alytes Obstetricans. Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux. XXX. 1875. p. 450—454.

40) Kammerer, Paul, Beobachtungen an ausländischen Amphibien in Gefangenschaft. Natur und Haus. VIII. Band. Berlin 1899/1900. S. 294—297.

41) —— Neuere Erfahrungen in der Lurchpflege. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienk. XII. Jahrg. Magdeburg 1901. S. 247, 248.

42) —— Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von Salamandra atra und maculosa. Rouxs Archiv f. Entw.-Mech. d. Organismen. XVII. Band. Leipzig 1904. 2. Heft. S. 165—264. Taf. XIII.

43) —— Über die Abhängigkeit des Regenerationsvermögens der Amphibienlarven von Alter, Entwicklungsstadium und spezifischer Größe. Rouxs Archiv f. Entw.-Mech. XIX. Band. Leipzig 1904. 2. Heft. S. 148—180. Taf. VII,

44) KNAUER, FRIEDRICH K., Naturgeschichte der Lurche. Wien 1877.

45) KOCH, CARL, Formen und Wandlungen der ecaudaten Batrachier des Untermain- und Lahngebietes. Bericht über d. SENCKENBERGsche naturforschende Gesellschaft. Frankfurt a. M. 1871/1872. S. 122—183, Alytes S. 155—162, Hyla S. 131—134.

46) KOLLMANN, J., Das Überwintern von europäischen Frosch- und Tritonlarven und die Umwandlung des mexikanischen Axolotl. Verhandlungen d. Naturforschenden Gesellschaft in Basel. VII. Band. 2. Heft. 1884. S. 387—398.

47) LATASTE, FERNAND, Quelque Observations sur les Têtards des Batraciens Anoures. Bull. Soc. Zool. France. II. vol. Paris 1877. p. 281—286.

*48) LESSONA, M., Studi sugle Anfibi anuri del Piemonte. Atti della Accademia di Torino. 1877. p. 322.

49) LEUNIS, JOHANN, Synopsis der Pflanzenkunde. 3. Aufl. von A. B. FRANK. II. Band. S. 777.

50) LEYDIG, FRANZ, Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn 1877.

51) MELSHEIMER, M., Verzeichnis der bei Linz am Rhein und Umgebung vorkommenden Amphibien und Reptilien. Korrespondenzblatt des Naturhistorischen Vereins für Rheinland und Westfalen. 33. Jahrg. Bonn 1876. S. 87—92.

52) MÜLLER-MAINZ, LORENZ, Eine Exkursion auf Korfu. Nerthus. VII. Jahrg. 1905. Heft 5. S. 77—81 (Hyla S. 79). Heft 6. S. 102—104. Heft 7. S. 112—114.

53) PETERS, WILHELM, Über eine von KRUG und GUNDLACH auf der Insel Puertorico gemachte Sammlung von Säugetieren und Amphibien, sowie über die Entwicklung eines Batrachiers, Hylodes martinicensis Dum. Bibr., ohne Metamorphose. Monatsberichte d. Kgl. preuß. Akademie d. Wissenschaften. Berlin November 1876. S. 703—714 (Hylodes S. 709—714. Tab. I, II).

54) PFLÜGER, E., Zur Entwicklungsgeschichte der Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans). PFLÜGERS Archiv f. d. ges. Phys. 29. Band. Bonn 1882. S. 78—88.

55) —— Das Überwintern der Kaulquappen der Knoblauchkröte. PFLÜGERS Archiv f. d. ges. Phys. 31. Band. Bonn 1884. S. 144.

56) POWERS, J. H., The Causes of Acceleration and Ritardation in the Metamorphosis of Amblystoma tigrinum: a preliminary Report. The American Naturalist. Vol. XXXVII. Boston 1903. p. 385—410.

57) PRZIBRAM, HANS, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Tiere. Wien und Leipzig 1904. S. 118.

58) RIDEWOOD, W. G., On the Skeleton of Regenerated Limbs of the Midwife Toad (Alytes obstetricans). Proc. Zool. Soc. London. 1898. p. 101—106. 9 Fig.

*59) RÖSEL VON ROSENHOF, AUGUST, Historia Naturalis Ranarum nostratium in qua omnes earum proprietates, praesertim quae ad generationem earum pertinent, fusius enarrantur. Nürnberg 1758.

60) SCHREIBER, EGID, Herpetologia Europaea. Braunschweig 1875. Alytes p. 101—104, Hyla p. 105—109.

61) SCHULTZE, O., Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschr. f. wiss. Zool. 45. Band. Leipzig 1887. S. 177—226. Taf. XI—XIII.

62) SCHWALBE, GUSTAV ALBERT, Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Salamandra atra und maculosa. Zeitschr. für Biologie. 34. (N. F. 16.) Band. München und Leipzig 1896. S. 340—396. 3 Fig.

63) SIMROTH, HEINRICH, Die Entstehung der Landtiere. Leipzig 1891.

64) TORNIER, GUSTAV, Pseudophryne vivipara n. sp., ein lebendig gebärender Frosch. Sitzungsberichte der Königl. Preußischen Akademie der Wissenschaften. XXXIX. 1905. S. 855—857.

65) VOGT, CARL, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*). Mit drei lithographischen Tafeln. Solothurn 1842.

66) WEISMANN, AUGUST, Über die Umwandlung des mexikanischen Axolotl in ein Amblystoma. Studien zur Deszendenztheorie. II. Bd. Leipzig 1876. S. 263.

*67) WIED, Prinz MAXIMILIAN VON, Reise nach Brasilien. Zwei Bände. Frankfurt a. M. 1820.

68) WIEDERSHEIM, ROBERT, Zweijährige Alytes-Larven. Zoologischer Anzeiger. I. Jahrgang. Leipzig 1878. Nr. 5. S. 104 u. 105.

69) WIESNER, JULIUS, Elemente der wissenschaftlichen Botanik. II. Band. Organographie und Systematik der Pflanzen. 2. Aufl. Wien 1891. S. 265.

70) WOLTERSTORFF, WILLY, Über die Neotenie der Batrachier. Der zoologische Garten. 37. Jahrgang. Frankfurt a. M. 1896. S. 327—337. (Hier zahlreiche weitere Literaturangaben über Neotenie.)

Die mit* bezeichneten Schriften sind mir nur aus referierenden Erwähnungen bekannt geworden.

Ich benutze die Gelegenheit, um einige Zitate, die sich bei dem zur vorliegenden Arbeit notwendigen Literaturstudium als irrig erwiesen haben, zu korrigieren:

Bei DE BEDRIAGA, Die Lurchfauna Europas I [2] ist auf S. 343 der Separatausgabe die zweite Arbeit von DEMOURS mit unrichtiger Jahreszahl versehen: die Jahreszahl der zweiten Arbeit muß 1778, statt 1781 lauten. — Bei SIMROTH, Die Entstehung der Landtiere [63] ist auf S. 360 gelegentlich der Erwähnung des Brutgeschäftes von Hyla luteola, WIED auf eine Arbeit von BOULENGER über Brutpflege verwiesen, die laut Angabe des Literaturverzeichnisses, S. 469, Nr. 261, in den Proceedings of the Zoological Society London 1888 enthalten sein soll, sich aber an dieser Stelle nicht vorfindet. Vielleicht sind die 1888 in den Annals and Magazine of Natural History. VI. series. Vol. I. p. 454—455 und Vol. II. p. 122—123 (On the Nursing-habits of Dendrobates) erschienenen Arbeiten des genannten Autors gemeint. — Bei WERNER, Über Brutpflege bei Amphibien (Verhandlungen der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien, 48. Band. 1898. S. 111—114) ist am Schlusse unter andrer, »leicht zugänglicher Literatur über Brutpflege« auch auf einen Aufsatz von BOULENGER hingewiesen, der laut Angabe in den Proc. Zool. Soc. London 1894 enthalten sei; gemeint ist die in jenen Proceedings, 1895, p. 209—210, Plate X, erschienene Mitteilung »On the Nursing-habits of two South-American Frogs« [7]. — Bei HÉRON-ROYER [32] ist das Erscheinen der ersten Publikation von DEMOURS [15] mit der Jahreszahl 1841, statt 1741, angegeben.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel V.

Fig. 1. Ein Laich-»Ballen« (verwirrte Eierschnur) von *Alytes obstetricans* auf dem Lande in Entwicklung begriffen. Die Gallerthülle ist nicht gequollen und liegt dem eigentlichen Ei an.

Fig. 2. Ein Laichballen von *Alytes obstetricans*, unter Wasser in Entwicklung begriffen. Die Gallerthülle ist aufgequollen und hebt sich daher vom eigentlichen Ei ab; dieses ist infolge Einwirkung direkter Sonnenstrahlen dunkel pigmentiert.

Fig. 3. Partiell neotenische Larve von *Alytes obstetricans*, 4 Jahre alt, 2 Monate vor der Metamorphose.

Fig. 4. Frisch verwandelter Imago von *Alytes obstetricans*, unter normalen Verhältnissen aufgezogen (um die Dimensionen zu zeigen, mit welchen *Alytes* ihre Metamorphose gewöhnlich schon vollendet hat).

Fig. 5. »Landlarve« von *Alytes obstetricans*, 4 Wochen lang, seit dem Auskriechen aus dem Ei, außer Wasser, auf feuchtem Erdboden gehalten.

Fig. 6. Von *Hyla arborea* belebter Stock des Korbstengels (*Aspidistra variegata*), mit den jugendlichen, tütenförmigen Blättern, in welche die Laubfrösche ihre Eierklumpen absetzen.

Die Fig. 1—5 sind in natürlicher Größe angefertigte Zeichnungen des Fräulein Carola Nahowska in Wien; Fig. 6 ist eine in etwa 1/4 der natürlichen Größe aufgenommene Photographie, hergestellt durch Herrn Adolf Černý in Wien.

Das Belegmaterial befindet sich in der entwicklungsmechanischen Sammlung der Biologischen Versuchsanstalt in Wien, mit Ausnahme vom Original der Fig. 3, dessen Umwandlung in den Imago abgewartet wurde, um die zeitliche Abgrenzung dieses Falles von partieller Neotenie bestimmen zu können.

Einfluß abnormaler Gravitationswirkung auf die Embryonalentwicklung bei Hydrophilus aterrimus Eschscholtz.

Von

Dr. phil. **Franz Megušar.**

(Aus der Biologischen Versuchsanstalt in Wien.)

Mit 3 Figuren im Text.

Eingegangen am 24. Mai 1906.

Einleitung.

In der ersten Hälfte des Monats Juli 1905 experimentierte ich gelegentlich meiner Hydrophiliden-Zuchtversuche, wobei es sich mir in erster Linie um Beschaffung von embryologischem Material und Feststellung der wichtigsten biologischen Tatsachen handelte, an den Kokons von *Hydrophilus aterrimus*, um das Verhältnis der Schwerkraft zur Entwicklung der Embryonen kennen zu lernen.

Obwohl ich demnächst in einer vergleichend-biologischen Arbeit die baulichen Eigentümlichkeiten des *Hydrophilus*-Kokons, dessen Stellung auf der Wasseroberfläche und die Anordnung der Eier in demselben einer ausführlichen Erörterung zu unterziehen beabsichtige, möchte ich doch schon hier das Wesentliche darüber vorausschicken, da der Gegenstand mit dem Inhalt der vorliegenden Arbeit in unmittelbarer Beziehung steht, und nur eine klare Vorstellung über die Architektonik des Kokons meine weiteren Ausführungen verständlich machen kann.

Der Eikokon von *Hydrophilus aterrimus* Eschsch. stimmt in seinem Bau und seinen sonstigen Eigenschaften so sehr mit demjenigen von *Hydrophilus piceus* L. überein, daß eine Verwechslung zuweilen selbst bei großer Übung und reichem Vorrat an Vergleichsmaterial nicht vermieden werden kann. Wenn meine in folgenden Zeilen gegebene Beschreibung des *Aterrimus*-Kokons trotzdem von den in der Literatur vorherrschenden Darstellungen des *Piceus*-Kokons erheblich abweicht, so liegt dies nur daran, daß die bisher über

diesen Gegenstand veröffentlichten Angaben einer neuerlichen Prüfung nicht standhalten. Dies ist auch der Grund, weshalb ich mich nicht damit begnügen konnte, einfach auf die schon bestehenden Beschreibungen des *Piceus*-Kokons hinzuweisen.

Bauliche Eigentümlichkeiten des Kokons.

Das Eigehäuse von *Hydrophilus aterrimus*[1]) (siehe Textfiguren 1 und 2) ist, wie soeben angedeutet, nach demselben Plane konstruiert, wie der bereits wiederholt in der Literatur beschriebene Kokon von *Hydrophilus piceus*. Ein schwacher Unterschied ließe sich lediglich in der Gestalt, Größe und Anzahl der Eier nachweisen. Diese Unterscheidungsmittel können aber nur auf die ersten Kokons[2]) eine Anwendung finden, für die weiteren lassen uns jegliche Bestimmungsmittel im Stiche, da hier in vielfacher Hinsicht Unregelmäßigkeiten Platz greifen.

Fig. 1.



Innerer Bau des Kokons von *Hydrophilus aterrimus* Eschsch. Das oberhalb der Eiergruppe befindliche Gespinst ist in der Figur weggelassen. Nat. Gr.

Der Kokon repräsentiert ein beiläufig rundlich-ovales (bei *Hydrophilus piceus* länglich-ovales), in einem äußerst geringen Grade hydropisches Gespinst von weißer, etwas gelblich getönter Färbung und von der ungefähren Größe einer gewöhnlichen Walnuß (Durchschnittsdimensionen: 24 mm Länge, 19 mm Breite, 15 mm Höhe). Die obere schwach gewölbte, der atmosphärischen Luft zugekehrte Seite wird von mannigfachsten leichten Gegenständen, wie welken Baumblättern, Teilen von phanerogamen Wasserpflanzen, zufällig ins Wasser gefallenen Papierstücken usw. bedeckt, welche in den meisten Fällen derart mit dem Kokon versponnen sind, daß die vordere Seite des Kokons (d. i. diejenige, wo sich der sogleich zu beschreibende »Mast« befindet) freibleibt, und jene Bestandteile zu beiden Seiten und namentlich an der Hinterseite des

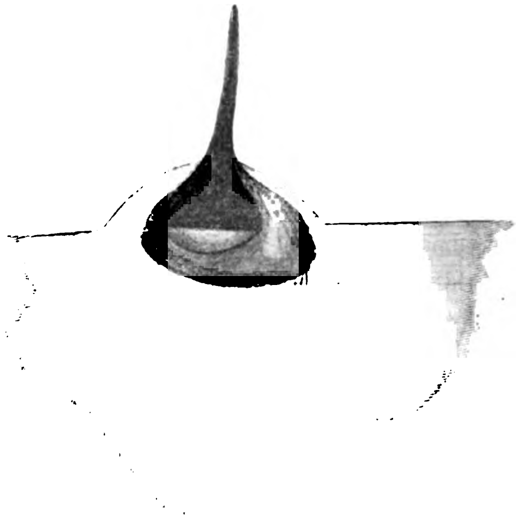
[1]) Soviel ich aus der mir zugänglichen Literatur erfahren konnte, existieren über diesen Gegenstand, speziell für *Hydrophilus aterrimus* Eschsch., keine näheren Angaben.

[2]) Während meiner Zuchtversuche hatte ich nämlich Gelegenheit gehabt zu beobachten, daß ein einziges Individuum dieser zwei Arten in relativ kurzer Zeit in der Lage ist, nacheinander mehrere Kokons (Maximum 4—7) zu spinnen, von welchen jeder folgende dem vorhergehenden sowohl in bezug auf die Größe als auch Anzahl der Eier nachsteht.

Kokons herunterhängen, wodurch sie öfters in seinem rückwärtigen Teile zum erforderlichen Übergewicht beisteuern.

Am vorderen, engeren Pole des Kokons fällt ein durchschnittlich 3 cm langer, abgeplatteter, auf der Hinterseite mit einer Längsrinne versehener, gegen das freie Ende konisch zugespitzter, rötlichbraun gefärbter, solider, meist nach vorn, zuweilen etwas mehr nach hinten geneigter, verhältnismäßig selten vertikal stehender, dornartiger Fortsatz ins Auge. Im Falle der Neigung nach vorn schließt er mit der Oberfläche des Kokons einen Winkel von etwa 110°, im Falle der Neigung nach hinten dagegen einen Winkel von 65° ein. Gegen die Basis zu erfährt dieser »Mast« eine dreieckige Verbreiterung und bildet den oberen Teil der Vorderseite des Kokons.

Fig. 2.



Äußerer Bau des Kokons in natürlicher Stellung auf der Wasseroberfläche. Nat. Gr.

Zieht man die Verhältnisse, unter denen die Kokons in der freien Natur angetroffen werden, in Betracht, so liegt der Gedanke nahe, daß diesem Fortsatz die Bedeutung zukommt, den Kokon bei stürmischem Wetter und Hochwasser zwischen den abgestorbenen oder noch frischen, über den Wasserspiegel ragenden oder auf ihm liegenden Sumpfpflanzen an seichten Stellen zu erhalten, weil diese den ausschlüpfenden Larven die günstigsten Lebensbedingungen bieten; ferner wird der Kokon durch seinen Fortsatz zwischen den Sumpfpflanzen gewissermaßen verankert, so daß er bei Wellenschlag nicht hin- und hergeworfen, also auch nicht beschädigt oder aus dem Wasser geschleudert werden kann. In der Tat habe ich die Kokons stets an so beschaffenen Stellen aufgefunden.

Unmittelbar an den Mast schließt sich nach unten eine sehr zarte, durchscheinende Membran in der Form eines Kreisabschnittes an, das »Fensterchen«, welches zur Zeit des Ausschlüpfens von den Larven durchgenagt wird und ihnen so das Verlassen des Kokons ermöglicht.

Trägt man die Decke des Kokons ab, so gewahrt man, daß er aus zwei Schichten zusammengesetzt ist, aus einer äußeren, sehr dünnen und vollständig in sich geschlossenen Schicht, die den Kokon gegen die Außenwelt absperrt, und einer inneren, gelblich-weißen, pergamentartigen Schicht, die vor jenem bereits erwähnten Kreisabschnitt der äußeren Membran, der das durchscheinende Fensterchen bildet, plötzlich aufhört. Der fehlende Teil wird durch ein mächtiges und lockeres Gespinst ersetzt. Die beiden Membranen sind im vorderen Teile, sowie auf der oberen und unteren Seite des Kokons fest miteinander verklebt, an der Peripherie gehen sie in der Richtung von vorn nach hinten allmählich auseinander und lassen auf diese Weise einen ziemlich breiten, halbmondförmigen Zwischenraum entstehen, den ein lockeres Gespinst ausfüllt.

Verteilung der Eier und Stellung derselben im Kokon.

(Fig. 1.)

Die länglich-ovalen, teils geradegestreckten, teils unbedeutend gekrümmten Eier nehmen eine halbkreisförmige Fläche des Bodens ungefähr in der Mitte des von der inneren Membran umschlossenen Raumes im Kokon ein und stehen senkrecht dicht nebeneinander gestellt in demselben.

Der Schwerpunkt des ganzen Schiffchens erscheint infolge der Lagerung der Eier in dessen hinteren Teil verlegt, was sich auch in der Form des Kokons ausspricht: der Kokon ist, wie erwähnt, nach rückwärts hin erweitert, und dieser bauchige Teil beherbergt die Hauptmasse der Eier.

Die Eier sind mittels zarter, sehr widerstandsfähiger Gespinstfäden einerseits untereinander fest in der Gruppe zusammengehalten, anderseits an die umgebende Wand der inneren Membran festgeheftet. Oberhalb der Eier ruht ein mächtiges und lockeres Gespinst.

Das einzelne Ei läßt einen stumpfen, nach oben gerichteten, und einen spitzen, nach unten gerichteten Pol erkennen, von welchen der erstere dem späteren Schwanzende, der letztere dem späteren Kopfende des Embryos entspricht.

Lage des Kokons auf der Wasseroberfläche.

(Fig. 2.)

Die Stellung des Kokons auf der Wasseroberfläche ist im normalen Falle die, daß der eiförmige Körper etwas mehr als zur Hälfte im Wasser versenkt, sein vorderes Ende gegenüber dem hinteren ein wenig

nach aufwärts gerichtet erscheint, so daß ein geringer Teil des sog. Fensterchens samt dem ganzen Maste aus dem Wasser herausragt.

Aus der ganzen Architektonik des Kokons ist ersichtlich, daß hier alle Grundbedingungen gegeben sind, welche das Schwimmen desselben auf der Wasseroberfläche möglich machen und dem Umkippen in gehöriger Weise entgegenarbeiten. Hierzu kommt noch die vorzügliche Fixierung der Eier in ihrer senkrechten und, wie wir später erfahren werden, für die normale Ausbildung der Embryonen unerläßlichen Stellung im Kokon selbst. Das sichere Schwimmen des Kokons wird erreicht durch seine ovale Gestalt, die wasserdichten und leichten Webstoffe, die großen, innerhalb des Kokons, besonders im oberen Teil in mächtiger Ausdehnung vorkommenden, mit lockerem Gespinst erfüllten und luftführenden Räumlichkeiten, die Verlegung des Schwerpunktes in den hinteren Teil; zur Fixierung der Eier trägt das resistente Gespinst, welches die Eier im Gleichgewicht erhält, wesentlich bei.

Anordnung der Versuche.

Am 6. Juli 1905 traf ich in einem meiner Zuchtaquarien für *Hydrophilus aterrimus* gegen $^1/_2 3^h$ nachmittags zwei aus der Umgebung von Wien stammende Weibchen direkt bei ihren Brutgeschäften, isolierte sie noch während des Spinnens, indem ich die Tiere samt den kaum zur Hälfte gesponnenen, noch am Abdomen steckenden Kokons in zwei große, mit den Zeichen A und B versehenen Einsiedgläser einschöpfte, wobei sie sich in der Erfüllung ihrer Mutterpflichten nicht weiter stören ließen und nur im Momente der Übertragung die Bewegung ihrer Vaginalpalpen einstellten; in ihren neuen Behältern setzten sie das Brutgeschäft in aller Ruhe fort. Nach Fertigstellung des Kokons (4^h 5 Min. nachmittags) entfernte ich die Weibchen und kehrte unmittelbar darauf die erhaltenen Kokons um.

Um jeden mechanischen Druck auf den Kokon zu vermeiden, nahm ich die Invertierung in der Weise vor, daß ich den vom Kokon herabhängenden Fadenalgenschopf[1]) behutsam faßte, ihn über den Rand des Einsiedglases legte und durch eine leichte Spannung in einer derartigen Zwangslage fixierte, daß die Oberfläche des Kokons,

[1]) Fadenalgen (*Cladophora fracta* Wahl), das Futter für die Käfer, waren nämlich zugleich das einzige ihnen zur Verfügung stehende Baumaterial, um die Kokons damit zu bedecken. In der Absicht, eine Instinktvariation zu erzielen, hatte ich ihnen von all den verschiedenen Gegenständen, die anläßlich der Beschreibung des Kokons als häufigst gebrauchte aufgezählt worden waren, nichts geboten und sie auf diese Weise gezwungen, die erwähnten Grünalgen zu verwenden.

die bei normaler Stellung desselben der atmosphärischen Luft zugekehrt war, nun nach unten sah und der vordere Teil mit dem Wasserspiegel etwa den Winkel von 15° einschloß, während die frühere Bodenfläche des Schiffchens, die vorher mit dem Wasser in unmittelbarer Berührung stand, vollständig aus dem Wasser herausragte. Der Wasserstand betrug etwa 10 cm, die Durchschnittstemperatur bei Tage 22° C.

Als Kontrollobjekte dienten mir zwei Kokons, von denen ich den ersten einen Tag vor der Aufstellung (Kontrollversuch A_1), den andern (Kontrollversuch B_1) tags darauf erhielt.

Unter solchen Bedingungen beließ ich die invertierten Kokons noch 3 Tage nach dem Ausschlüpfen der ersten Larven und konservierte sie dann nach dem erlangten Resultat samt ihren Insassen.

Ergebnis.

Versuchskokon A. Am 13. Juli, ungefähr gegen die Mittagsstunde, bemerkte ich in dem Einsiedglas A, das den einen von den unter abnormen Bedingungen aufgestellten Kokons enthielt, drei Larven im Wasser, die sich in der Gestalt, Größe und Lebensfähigkeit von den sich im Kontrollversuchsglas A_1 befindenden und bereits 2 Tage früher ausgeschlüpften stark unterschieden. Alle drei Individuen charakterisierte eine geringe Körpergröße: ein Exemplar besaß unmittelbar nach dem Ausschlüpfen im gestreckten Zustande die Länge von 10 mm, während die andern zwei eine Länge von $8^1/_2$ mm aufwiesen (Mundwerkzeuge und Abdominalanhänge nicht inbegriffen), im Gegensatze zu den auf normalem Wege entwickelten Larven, deren Durchschnittslänge 13 mm betrug. Sie zeigten einen plumpen Körperbau, der besonders deutlich im Schwanzende zum Ausdrucke gelangte. Das Benehmen im Wasser war besonders bei den zwei kleineren Larven von großer Schwerfälligkeit. Letztere hielten sich stets in unmittelbarer Nähe der Wasseroberfläche und konnten nicht von der Stelle. Ihre wiederholt unternommenen Versuche, die Tiefe des Wassers zu erreichen, mißlangen stets; denn ihre Kräfte waren zu gering, den Wasserwiderstand zu überwinden. Eine Nahrung, die in kleinen Krustern (*Cyclops*, *Daphnia*, *Cypris* usw.) bestand, nahmen sie wenigstens während meiner Anwesenheit nicht auf. Etwas mehr Lebensenergie ließ sich bei der größeren Larve konstatieren. Bald kreiste sie an der Glaswand in ziemlicher Wasserhöhe umher, bald ließ sie sich in schräger Richtung unter sichtlichen Anstrengungen in die Tiefe. Beim Fressen zeigte sie nur geringe Geschicklichkeit. Sie schnappte zwar öfter mit ihren Mandibeln nach

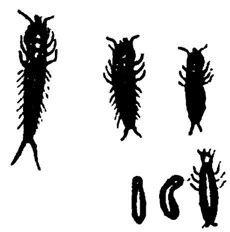
den vorbeirollenden Cypriden, welches Futter den Larven in diesem Stadium am meisten zusagt; jedoch verfehlte sie fast regelmäßig ihr Ziel. Tags darauf fand ich die kleinen Larven stark zusammengeschrumpft am Boden liegen, nur die große blieb noch am Leben, jedoch wurden auch an ihr Zeichen des herannahenden Todes bemerkbar; denn sie war ungemein träge, nur zuweilen schlug sie mit ihrem Schwanzende kräftig nach ihrer Rückenseite hin. Am folgenden Tage ereilte sie das nämliche Schicksal wie ihre Genossinnen.

Zu dieser Zeit schnitt ich die Decke des Kokons ab und traf vier bereits aus den Eiern gekrochene, aber noch im Kokon eingeschlossene Lärvchen und mehrere Embryonen verschiedener Entwicklungsstadien an.

Eine Umdrehung der Embryonen im Ei hatte nicht stattgefunden; während, wie bereits früher gesagt, der Embryo im normal gestellten Kokon mit seinem Kopfe nach unten sieht, waren die Köpfe der Embryonen im invertierten Kokon nach oben gerichtet.

Fig. 3.

a *b*



a Larve unmittelbar nach dem Ausschlüpfen bei normaler Stellung des Kokons. *b* Larven und Embryonen bei abnormaler Stellung des Kokons.

Versuchskokon B. Hier trafen ganz ähnliche Begleiterscheinungen zu wie im vorher besprochenen Kokon. Es ließen sich im Vergleich zu diesem nur ganz geringe und unbedeutende Abweichungen feststellen, die sich zunächst auf die Zeitdauer der Entwicklung und Anzahl der ausgekrochenen Larven beziehen, und zwar schlüpften die ersten Larven, fünf an der Zahl, einen Tag später aus, als jene vom Versuchsglas A, welche Individualverschiedenheiten aber nicht viel zu bedeuten haben, da sie fast regelmäßig auch bei den sich unter normalen Lebensbedingungen entwickelnden Tieren aufzutauchen pflegen.

Auf die an den Kontrollversuchs-Kokons A_1 und B_1 gewonnenen Resultate glaube ich nicht weiter eingehen zu müssen, da das zu Vergleichszwecken notwendige aus der folgenden Versuchstabelle ersichtlich ist.

Zusammenfassung.

a) Im Gegensatz zu den vielen Insekten, deren Eier in der Natur oft die mannigfaltigsten Stellungen zur Richtung der Schwerkraft einnehmen können, zeigen die Eier im Kokon von *Hydrophilus aterrimus* Eschsch. zu jener eine bestimmte und konstante Lagerung, welche durch die besondere Einrichtung des Kokons garantiert wird.

b) Wenn man nun den Eikokon von *Hydrophilus aterrimus* Eschsch. umkehrt, so zieht diese Invertierung folgende Wirkungen in bezug auf die Entwicklung der Eier nach sich:
   1) eine Verzögerung in der Entwicklung der Eier,
   2) eine Verkümmerung der ausschlüpfenden Larven, welche zu deren baldigem Tode führt.

c) Die normale Wirkung der Schwerkraft bildet demnach keinen unumgänglich notwendigen Faktor für die Entwicklung der Eier von *Hydrophilus*, wohl aber für die normale Ausbildung seiner Larven. — —

Was den Standpunkt der hier mitgeteilten Resultate zu denen andrer Forscher auf gleichem Gebiete (also Einfluß der Schwerkraft auf die Entwicklung von Eiern und Embryonen) anlangt, so genügt es wohl, wenn ich auf die zusammenfassende Darstellung von W. Roux (»Ges. Abhdl. üb. Entw.-Mech.« II. Bd., bes. S. 256 ff.) und auf eine neuere Arbeit desselben Autors (Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XIV, Heft 1, 2) hinweise.

Versuchstabelle.

Entwicklungsdauer der Eier und deren Begleiterscheinungen bei *Hydrophilus aterrimus* Eschsch. in aufrechter und verkehrter Stellung der Kokons.

Bezeichnung des Versuchsobjekts	Durchschnittstemperatur während der Tageszeit	Tag der Eiablage	Tag des Auskriechens der Larven	Zahl der ausgekrochenen Larven	Zahl der im Kokon zurückgebliebenen, verkümmerten Larven und Embryonen	Lebensdauer
Kontroll-kokons A_1	22° C.	5. VII. 05 nachmitt.	11. VII 05 vormitt.	28	1 Larve	außer der verkümmerten Larve ging vor der ersten Häutung kein Individ. zugrunde
Kontroll-kokons B_1	-	7. VII. 05 nachmitt.	13. VII. 05 nachmitt.	42	0	
A	22° C.	6. VII. 05 4^h 5 Min. nachm.	13. VII. 05 mittags	3	7 Larven, 22 Embr. u. Mittelstadien zwischen Embryonen und Larven	die 3 ausgekrochenen Exemplare aus d. Versuchsglas A starben innerhalb 2 Tage nach dem Auskriechen ab. Für die übrigen ist die Lebensdauer unbest., da sie am 15. VII. 05 konserviert wurden
B	-	6. VII. 05 4^h nachm.	14. VII. 05 mittags	5	8 Larven, 24 Mittelstad. zwischen Embryonen und Larven	

Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration einer ägyptischen Gottesanbeterin (Sphodromantis bioculata Burm.).

Von

Hans Przibram,
Privatdozent an der Wiener Universität

(einschließlich einiger Regenerationsversuche von stud. phil. **Isaak Werber**).

(Aus der Biologischen Versuchsanstalt in Wien.)

Mit Tafel VI—IX.

Eingegangen am 24. Mai 1906.

Inhaltsübersicht:

I. Materialbeschaffung und Fragestellung.

Im Winter 1903/4 unternahmen einige Mitglieder der Biologischen Versuchsanstalt in Wien eine Reise nach Ägypten und dem Sudan, deren Hauptzweck in der Gewinnung lebenden Tier- und Pflanzenmaterials gelegen war, das, sonst schwer erhältlich, zu Versuchen sich günstig erweisen konnte [1]).

[1]) Wer sich für die Ergebnisse dieser Reise, eventuell als Vorbereitung zu einer Exkursion in diese Gebiete, interessiert, findet dieselben zusammengestellt in P. Kammerer, Eine Naturforscherfahrt durch Ägypten und den Sudan. Braunschweig, Zickfeldt, 1906.

Durch die Unterstützung des k. k. österreichisch-ungarischen Ministeriums des Äußern, des k. k. österreichischen Unterrichtsministeriums, der k. u. k. österreichisch-ungarischen Konsulatsbehörden, sowie einer Reihe andrer Korporationen und Privatpersonen, deren Aufzählung zu lang wäre, denen allen ich jedoch bei dieser Gelegenheit unsern wärmsten Dank aussprechen möchte, gelang es uns, eine Reihe interessanter Versuchsobjekte lebend in unsre Anstalt zu bringen und daselbst weiter zu kultivieren.

Unter den Tieren (wir hatten unser Augenmerk nur auf Wirbellose und die niedrigeren Wirbeltiere gerichtet) erwies sich hauptsächlich eine Mantide, die zweifleckige Gottesanbeterin, als ein für biologische Versuche glücklicher Fang. Anspruchslos in der Nahrung und an die großen Temperaturschwankungen der Wüstengegend gewöhnt, legt dieselbe leicht auch in der Gefangenschaft ab und die Eier, in ihrem dichten Kokon verwahrt, sind noch weniger empfindlich als jene unsrer einheimischen *Mantis religiosa*. Bot die Möglichkeit, eine ausländische Mantide aufzuziehen[1]), schon an und für sich ein erhebliches Interesse, das noch durch die Häutungszahl betreffende Überraschungen gesteigert wurde, so waren es doch eigentlich zwei Fragen besonderer Art, die mir dieses Objekt wertvoll erschienen ließen.

Erstens gehört die erwähnte Gottesanbeterin zu jenen Formen, die bald in grünen, bald in braunen Exemplaren gefangen werden, welche Färbungen seit langem als »Schutzfärbung« mit den vorwiegenden Naturfarben, der grünen der Vegetation und der braunen der Erde und des Holzes in Beziehung gebracht werden. Schon lange hatte ich mir vorgenommen, experimentell zu prüfen, ob die grüne Färbung bei vielen Orthopteren dem Tierplasma durchaus eigentümlich fixiert oder durch äußere Faktoren, wie etwa Licht, Chlorophyllnahrung u. ä. induziert werden kann.

Sind doch bekanntlich eine große Anzahl von Hypothesen über das Zustandekommen der nützlichen Schutzfärbung aufgestellt worden; bald sollte ein farbenphotographischer Prozeß (WIENER, 1895), bald die

[1]) Auch über die vollständige Aufzucht der einheimischen *Mantis religiosa* scheint nichts publiziert zu sein. Seit Niederschrift dieses Abschnittes habe ich jedoch bei Herrn DUBUISSON im entomologischen Laboratorium des naturhist. Museums in Paris die Aufzucht derselben gesehen und im heurigen Winter habe ich selbst solche Versuche angestellt, über die ich in einer späteren Publikation berichten werde. Über die Embryonalentwicklung liegt Literatur vor, die dann zu berücksichtigen sein wird.

Farbstoffe der Nahrung (POULTON, 1885, 1893, MARIA Gräfin LINDEN, 1899), bald die »natürliche Auslese«, welche im Sinne DARWINS zum »Überleben des Passendsten« führt (WEISMANN, 1876), ja sogar eine funktionelle Anpassung LAMARCKscher Art (PIEPERS, 1903) die Ursache abgeben, indem die Gewohnheit, bestimmte Farben zu sehen, also eine Art »Verschauen« maßgebend wäre.

Die zweite Frage, die in allgemeiner Beziehung mein Interesse in Anspruch nahm, war die nach der Regeneration des ersten (Vorder-) oder »Fangbeines«. BORDAGE (1899) konnte nämlich bei zwei afrikanischen *Mantis*-Arten (*Mantis prasina* und *pustulata*) nur die Regeneration des Tarsus an dieser Extremität feststellen, während weiter proximal kein Wiederersatz geleistet wurde, sondern alle Tiere eingingen. Er glaubt, daß dies unvermeidlich sei, weil die Tiere nichts fangen könnten. Seinen Ansichten entsprechend müßte man dann annehmen, daß die weitergehende Regeneration überhaupt nicht ausgebildet sei, da sie nicht aus überlebenden Verletzten hätte herangezüchtet werden können[1]. Die Regenerationsversuche hatte ich Herrn stud. phil. ISAAK WERBER übertragen, der dieselben mit dankenswerter Geduld in Angriff nahm, jedoch später durch Abwesenheit von Wien gerade in der kritischen Zeit verhindert wurde, dieselben zu beenden. So habe ich denn auch diese Versuche selbst weitergeführt, um nicht der interessantesten Ergebnisse verlustig zu gehen, und auch vorgezogen, die bereits von WERBER erzielten Resultate mit dessen Zustimmung in den vorliegenden Bericht einzubeziehen, um den folgerichtigen Aufbau der Arbeit nicht zu stören.

Die Benennung unsrer Art ist nach WERNER (S. 52) *Sphodromantis* (Stål) *bioculata* Burm. Die Gattung wird auch *Hiërodula* genannt.

Im Dezember und Jänner trieb sich diese Mantide noch auf Tamarisken und mit Schlingpflanzen überwachsenen Akazien herum[2].

---

[1] Gegen die extremen Ansichten BORDAGES wendet sich selbst WEISMANN, in seinen »Tatsachen und Auslegungen der Regeneration«. Anat. Anz. XV. 1899. Nicht in jeder Art sei Regeneration in Anlehnung an Autotomie neu entstanden, sondern oft von Vorfahren überkommen, Autotomie die sekundäre Erscheinung.

[2] WERNER (1905) schreibt S. 10: »In Ägypten scheinen nur wenige Arten eine bestimmte Zeit im Jahre zu haben, in denen Imagines ohne Larven vorkommen. Von den meisten fand ich z. B. im Juli und August verschiedenalterige Larven neben den Imagines und nur von wenigen zwar Larven, aber keine Imagines oder umgekehrt. Am auffallendsten ist die Gleichzeitigkeit bei: *Lapidura riparia* (gleichzeitig Eier, Larven verschiedener Stadien, Imagines), *Sphodromantis* (gleichzeitig frisch ausgekrochene sowie ältere Larven bis zur letzten Häutung, Imagines).«

Sowohl grüne als auch braune Exemplare wurden in beiden Geschlechtern öfters am selben Tage erbeutet. Ein Vorwiegen der einen Farbe auf entsprechend gefärbter Lokalität oder eine Vorliebe der Tiere, sich auf übereinstimmend gefärbten Gegenständen aufzuhalten oder sich nach solchen zu flüchten, konnte nicht wahrgenommen werden[1]). Das erste erbeutete Pärchen bestand aus einem grünen Weibchen und einem braunen Männchen, das nach dem ersteren haschte.

Wiederholt wurden Eierpakete auf Zweigen abgelegt angetroffen, als auch solche von den gefangenen Weibchen während der Reise an den Deckel der Zinkblechkäfige, in denen sie isoliert verwahrt wurden, abgelegt.

II. Aufzucht.

Fünf Eipakete, deren Ablage Ende Dezember bis anfangs Februar erfolgt war, schlüpften in Wien zwischen dem 16. April und 11. Mai 1904 aus, durchaus nicht in der Reihenfolge der Ablage (vgl. Tabelle 1).

Im Frühjahr (und im folgenden Winter) wurden die Räume, in denen die Gottesanbeterinnen untergebracht waren, auf etwa 25° C. geheizt, im Sommer wurde nicht geheizt, so daß bald eine etwas niedrigere, bald etwas höhere Temperatur herrschte.

Notwendig zum guten Fortkommen ist ein gewisses Maß von Feuchtigkeit, das sie in ihrer Heimat durch den nächtlichen, wie wir uns überzeugen konnten, sehr starken Tau erhalten und ihnen sowie ihren Eikokons im Zimmer durch tägliches (einmaliges) Bespritzen mit einem feinen Wasserzerstäuber ersetzt werden muß. Als Nahrung waren auf der Reise für die alten Tiere Mehlwürmer (die wir von Europa mitgeführt hatten) verwendet worden. Für die ausschlüpfenden Tierchen sind dieselben wegen ihrer Größe und Härte nicht brauchbar, hingegen geben Blattläuse ein geeignetes Futter (wahrscheinlich das natürliche) ab[2]).

[1]) Werner (1905) schreibt S. 53: »Die Annahme, daß die braunen Exemplare von *Hiërodula* oder irgend einer andern in grüner und brauner Form auftretender Mantide auf trockenen verdorrten, die grünen dagegen auf frischen, grünen Pflanzen vorkommen sollen, habe ich nach langjähriger Beobachtung vollständig unberechtigt gefunden. Beide Formen kommen bei allen Mantiden der paläarktischen Region, die ich freilebend beobachten konnte, unter genau denselben Lebensverhältnissen nebeneinander vor.«

[2]) Wie dies Burmeister für die argentinische Mantide verwendet hat, und für unsre einheimische *Mantis* öfters abgebildet wird.

Da die Metamorphose der *Sphodromantis bioculata* nicht beschrieben sein dürfte, so wurde das erste der ausschlüpfenden Pakete zunächst zu einer Kontrollkultur verwendet. Inwiefern dasselbe noch später zu andern Versuchen diente, ist aus Tabelle 2 zu ersehen. Die übrigen Pakete wurden von vornherein in den Dienst von Versuchen gestellt, worüber die Tabellen 1 und 2 Aufklärung geben.

1. Stadium.

Alle Eipakete wurden in der Frühe ausgeschlüpft vorgefunden und es scheint, daß der Lichtreiz für den Moment des Ausschlüpfens normalerweise auslösend wirkt. In der Regel waren nämlich alle Junge bereits zur Zeit der Kontrolle ausgekrochen, nur einmal gelang es, die ersten Tierchen beim Auskriechen zu überraschen (vgl. Eierpaket III, Tabelle 1). Es wurde nun, als erst drei Tierchen die Eier verlassen hatten, der Käfig mit dem ganzen Paket ins Finstere gestellt. Dies hatte zur Folge, daß erst am zweitnächsten Tage ein weiteres Exemplar ausschlüpfte, am 4. Tage danach zwei weitere, am 6. Tage weitere zwölf und dann noch sieben in verschiedenen Intervallen vom 9.—14. Tage.

Dabei dürften einige ohne auszuschlüpfen vertrocknet sein, da die Zahl von 25 Jungen eine unverhältnismäßig geringe ist: es wurden bis zu 160 Eier in einem Pakete gezählt (Daten vgl. Tabelle 1). Gleich beim Auschlüpfen werfen die Larven ihre erste Haut ab, so daß dieselbe noch, meist an einer langen Schnur, der Rachis des Eierpaketes, am Kokon hängend angetroffen wird (Fig. 1 Taf. VI).

Das erste Larvenstadium dauert also eigentlich nur einen Moment lang, falls die Larven nicht künstlich (durch Dunkelheit) am Verlassen des Kokons gehindert werden. Die Färbung der ersten Haut ist fast dasselbe lichte Braun wie die des Kokons. Ihre eigentliche Länge ist an dem zusammengeschrumpften Zustande nach der Häutung der Larven schwer anzugeben. Ein Eifach ist etwa 7 mm lang, 1—$1^1/_2$ mm breit (nach dem Ausschlüpfen der Tierchen gemessen).

2. Stadium.

(Fig. 2 Taf. VI.)

Die aus ihrer ersten Larvenhaut geschlüpfte Larve, welche sich im zweiten ortsbeweglichen[1]) Stadium befindet, ist ein überaus

[1]) Das erste Stadium ist freilich nur insofern ortsbeweglich, als es durch das sich entwickelnde zweite Stadium aus dem Kokon (als Haut) mit herausgebracht wird.

hurtiges Geschöpf von etwa 7 mm Totallänge (von der die Augen verbindenden Stirnlinie bis zur Hinterleibsspitze gerechnet), wovon etwa 3 mm auf das Halsschild (Thorax) entfallen.

Sie zeigt bis auf Flügel, Geschlechtscharaktere und Färbung bereits annähernd die Merkmale des Imago.

Die allgemeine Farbe (welche für uns wegen der in Frage kommenden Versuche von besonderer Wichtigkeit ist) war bei allen ausgeschlüpften Larven (auch der übrigen Eierpakete)[1]) ein helles Sienabraun: bloß die Augen, die Mitte der Schenkel, Schienen und des ersten Tarsengliedes an dem mittleren und hinteren Beinpaare sind blaß-gelbgrün.

Die Tierlein zeigen sogleich negative Geotaxis, die sie an die Decke des Käfigs oder auf hineingestellte Blumenstöckchen oder Zweige hinauftreibt. Sind diese mit Blattläusen behaftet, so fallen die Larven sogleich über die Aphiden her, indem sie dieselben mit dem Schlage eines Vorder- oder Fangbeines erhaschen und sie zwischen den Zähnchen des Femurs und der Tibia eingeklemmt zum Munde führen. Etwaige Flügel werden nicht mit verzehrt.

Sobald die Tiere zu fressen begonnen hatten, erfolgte eine allmähliche Grünfärbung, wobei zuerst Stirne und Vorderbeine darankamen.

Daß nicht etwa der bloße Zeitablauf, sondern die Aufnahme von Nahrung für diese Verfärbung maßgebend ist, zeigte ein späterer Versuch (Eierpaket III, Partie γ auf Tabelle 1): wurden von Larven desselben Eierpakets die einen gefüttert, die andern unter sonst gleichen Bedingungen (namentlich Bespritzung!) ohne Nahrung gelassen, so nahmen die letzteren bis zu ihrem (eventuell erst am 25. Tage nach Eintritt in das erste Stadium erfolgten) Tode nicht die Grünfärbung an (Fig. 29), während die ernährten an demselben Tage eine fast vollständige Grünfärbung aufwiesen (Fig. 30 Taf. VII).

Dabei hatten diese Tiere alle ein außerordentlich verlängertes 1. Stadium, da sie zu der besprochenen Finsterkultur gehörten: um so deutlicher ist das Zusammenfallen der Ergrünung mit der Nahrungsaufnahme zu ersehen. Bei der im Lichte geschlüpften Kontrollkultur dauerte das zweite (plus dem ersten!) Stadium bloß neun Tage bei dem raschest sich entwickelnden Individuum; bei den Finsterkulturen (mit Nahrung, Partie β) hatte das erste Stadium (im

---

[1]) Der von uns gesammelten und von unsern *Sphodromantis*-Weibchen abgelegten. Trotzdem gibt es auch *Sph. bioculata*, die grün ausschlüpfen.

Ei zurückgehalten!) 6, das zweite 39 Tage gedauert, und erst während des zweiten Stadiums (nachdem die Lichttiere bereits die nächste Häutung begannen) trat die vollständige Ergrünung ein.

Daß hingegen die Art der Nahrung gleichgültig ist, wird erst aus den Versuchen über den Farbwechsel hervorgehen.

Unsre Larve 2. Stadiums wächst unter Dehnung ihrer Haut und hängt sich endlich mit dem Kopfe nach abwärts an einem wagerechten Blatte oder an der Käfigdecke (wenn dieselbe nicht aus glattem Material besteht) mit den beiden hinteren Beinpaaren ausgespreizt auf und erwartet den Eintritt der 2. Häutung (Fig. 32 Taf. VII).

3. Stadium.

(Fig. 3 Taf. VI.)

Die Haut platzt endlich längs der Mittelnaht des Thoracalschildes und das Tier zieht zunächst, mit den beiden hinteren Beinpaaren sich anklammernd, den Kopf und die Fangbeine aus den Hautscheiden; dann hakt es sich mit den vorderen Beinen entweder an der Haut (oder, namentlich bei den späteren Häutungen, an dem Blatte oder der Käfigdecke) ein und befreit den Hinterleib, der anfänglich schlapp hinabhängt, und endlich die beiden hinteren Beinpaare aus ihren Hülsen.

Die Totallänge der abgestreiften Haut beträgt etwa 8 mm, die des ausgeschlüpften Tieres 3. Stadiums etwa $10^1/_2$ mm, wovon etwa $4^1/_2$ auf das Halsschild entfallen.

Die Form ist nicht stark verändert, in der Färbung ist das Grün noch stärker hervorgetreten, so daß bloß ein Streif zwischen den Augen, die meisten Gelenke und eine Zeichnung auf dem Thorax braun geblieben sind: dazu kommt aber nun eine Ausbreitung der bräunlichen Farbe auf die obere Augenhälfte, die schon auf dem vorhergehenden Stadium allmählich zum Vorscheine kommen kann (vgl. Fig. 30 Taf. VII).

Das dritte Stadium dauert wohl stets schon etwas länger als das zweite normalerweise, etwa 14—16 Tage im Minimum.

4.—6. Stadium.

(Fig. 4—6 Taf. VI.)

Über die 3.—5. Häutung, welche zum 4.—6. Stadium führen, ist nichts Neues zu bemerken. Diese Stadien sind alle der Form und Farbe nach sehr ähnlich, und höchstens kann das allmähliche Schärferwerden der braunen Thoracalzeichnung, einem an den Balken-

enden knopfförmig verdickten Multiplikationszeichen ähnlich, Erwähnung fordern. Jedes dieser Stadien dauert etwa 3—4 Wochen und bringt der Totallänge einen Zuwachs von je $2^1/_2$—3, dem Thorax von etwa 1 mm[1]).

7. Stadium.

(Fig. 7 *a* und *b* Taf. VI).

Das 7. Stadium der Kontrollzucht brachte die erste Überraschung: ein Exemplar, das entwischt gewesen war und in der Größe und Form des 7. Stadiums wieder am Fenster emporstrebend eingefangen wurde, hatte eine braune Färbung!

Die zu gleicher Zeit in der Kontrollzucht verbliebenen Larven waren hingegen, obzwar manche ebenfalls in das 7. Stadium getreten waren, grün geblieben. Die Gleichheit der Stadien war nicht nur durch die Größe (etwa $25^1/_2$ mm Totallänge, $8^1/_2$ mm Thoraxlänge) und den allgemeinen Habitus erkennbar, sondern namentlich auch daran, daß in diesem Stadium zuerst die Flügelansätze der beiden Flügelpaare hintereinander über die Seiten der betreffenden Körpersegmente etwas vorspringend sichtbar geworden waren. Übrigens kopierte die Färbung des braunen Individuums alle Zeichnungen, die das grüne Rostbraun aufwies, in einem dunklen Grau: es sind dies die seitlichen Einfassungen des Thorax, der Stirnstreif und die obere Augenhälfte, die Schenkel, einen schmalen Ring vor dem Tibiagelenk ausgenommen, einige Zeichnungen auf dem Fangbeine und am Hinterleibe.

Vom 7. Stadium ab sind später in verschiedenen Kulturen braune Exemplare aufgetreten; dieser Erscheinung kann erst nach Vorführung der Versuche über Licht, Nahrung usw. überhaupt nähergetreten und eine Deutung versucht werden. Das 7. Stadium dauerte manchmal bloß 11 Tage, und erreichte eine Totallänge von $25^1/_2$ mm (Thorax $8^1/_2$ mm).

8. Stadium.

(Fig. 8 Taf. VI.)

Nach überstandener 7. Häutung zeigte das erwähnte braun gewordene Exemplar wieder eine Rückverfärbung zu grünen Tönen auf, die übrigen Exemplare (der Kontrollzucht) waren auch im 8. Stadium grün geblieben. Doch wiesen einzelne Körperregionen eine Anzahl verschiedener Farben auf, die bei ihrer großen Varia-

[1]) Wie sich später zeigen wird, ist die Anzahl der Häutungen nicht konstant, daher auch die Maße nicht stets übereinstimmen.

bilität aufzuführen ich für müßig finde; in der Abbildung ist die Färbung des braun gewesenen, nun wieder grün werdenden Individuums wiedergegeben.

Das 8. Stadium dauerte in diesem Falle etwa einen Monat, erreichte eine Länge von $28^1/_2$ mm, der Thorax eine solche von $12^1/_2$ mm; die Flügelanlagen bedeckten die betreffenden Körpersegmente, einander jedoch noch nicht überragend; die Cerci traten als zangenförmig gekrümmte Stiftchen deutlich hervor (diese können auch schon im 7. Stadium sichtbar sein).

9. Stadium.

(Fig. 9 Taf. VI.)

Das 9. Stadium jener Kontrollzuchttiere, die zuerst ihre Metamorphose vollendeten, muß als Nymphe oder bewegliche Puppe derselben angesprochen werden. Die Flügelanlagen liegen nicht mehr bloß hintereinander, sondern das erste Paar ragt über das zweite nach hinten, an den Seiten in einen langen Zipfel ausgezogen. Die Farbe der Flügeldecken ist im Gegensatz zu den durchscheinend hellgrünen Flügeln dunkelgrün und es tritt der für die Artbezeichnung verantwortliche Augenfleck in weißer Farbe, nach vorn zu dunkel gesäumt, auf.

Im übrigen verhält sich die Färbung gegenüber den vorhergehenden und dem folgenden Imago-Stadium nicht stark abweichend.

Die Totallänge des 9. Stadiums betrug etwa 42 mm, die Länge des Thorax $13^1/_2$ mm. Das Tier verharrte in demselben etwa 17 Tage; in der letzten Zeit hörte es mit dem Fressen auf — als Futter wurden für die späteren Stadien vorwiegend Fliegen verwendet, die die Gottesanbeterinnen ebenso wie die Blattläuse durch einen Schlag des Fangbeines zu erhaschen wissen.

10. Stadium.

(Fig. 10 Taf. VI.)

Am 11. September 1904 erschien die erste Imago, ein Männchen. Während der Hinterleib auf den früheren Stadien eine breit rautenförmige Gestalt aufwies, hatte er nunmehr die langcylindrische, für das Männchen der Mantiden charakteristische Form angenommen. Der männliche Begattungsapparat mit dem von rechts nach links gekrümmten Begattungsstachel[1]) war gut ausgebildet. Der Versuch

---

[1]) Die Copulation, Eiablage und andre biologische Beobachtungen an *Sphodromantis* und unsrer einheimischen *Mantis religiosa* werden in einer späteren Arbeit beschrieben werden.

das Männchen zur Belegung eines Weibchens unsrer *Mantis religiosa* zu verwenden, scheiterte leider an der Wildheit des letzteren.

Ein sekundäres Geschlechtsmerkmal gibt auch die größere Länge der männlichen Fühler und der allgemein schlankere Habitus ab. Die Flügel sind kurz nach dem Ausschlüpfen gerollt und werden erst (ähnlich wie bei den Schmetterlingen) allmählich unter wippenden Bewegungen gestreckt, endlich über dem Hinterleibe gekreuzt und zusammengeschlagen. Sie überragten dann (in dem geschilderten Beispiele) um 16 mm den Hinterleib; die Totallänge des Tieres betrug (diesen Überhang abgerechnet) 52 mm, die Länge des Halsschildes $15^1/_2$ mm. Die Farben bieten durch die opaleszierenden Töne der Flügel und die vielfarbige und schöngezeichnete Ausschmückung der Fangbeine einen herrlichen Eindruck. Die Färbung war im allgemeinen ein bläuliches Grün, Augen, Coxae und Tibiae der Fangbeine gelblichgrün, die andern Extremitäten ebenso, aber die Tarsen von dem Endteile des Grundgliedes angefangen braun, das Tibia-Femurgelenk mit braunen Ringen, der Femur braun gesprenkelt; rötlichbraun außerdem die Einfassung und Mittellinie des Halsschildes, blässer die Fühler mit Ausnahme des Grundes, die Stirne zwischen den Augen, die Einsäumung des äußeren Flügeldeckenrandes; fast weiß sind die Tarsen der Fangbeine (an ihren Enden jedoch mit je einem dunklen Fleck), drei erhabene Pusteln auf dem Vorderrande der Coxa, und der dunkel eingesäumte Augenfleck, seitwärts am Ende des ersten Drittels der Flügeldecken gelegen; der Innensaum des Fangbeinfemurs ist orangefarbig, durch einen blauen Bindenfleck in der Richtung der längsten Fangzähne unterbrochen.

Während das geschilderte Exemplar bereits 4 Tage nach dem Ausschlüpfen aus der Nymphe den von der weiblichen *Mantis religiosa* zugefügten Verletzungen erlag, lebten andre Tiere desselben Eierpaketes als Imago bis zu 80 Tagen (♂, vgl. Tabelle 2, Versuchstiere Nr. 23, 25, 26). Trotz der großen Lebensdauer gelang es jedoch nicht, eine Copulation der Hiërodulen zu erzielen, und es scheint bei den Männchen eine Degeneration der Geschlechtsdrüsen vorhanden gewesen zu sein. Sie zeigten überhaupt keinen Begattungstrieb. Die Weibchen verhielten sich hierin anders, da jedoch zur Zeit ihres Ausschlüpfens keine Männchen unsrer *Mantis religiosa* mehr am Leben waren, so konnte auch keine Bastardierung versucht werden. Somit schwand für dieses Mal die Hoffnung, eine zweite Generation in der Gefangenschaft aufzuziehen.

Mehr Stadien.

Man hätte glauben können, daß mit der gelungenen Aufzucht der ägyptischen Göttesanbeterin bis zu den ersten ausschlüpfenden Imagostadien die Häutungszahl festgestellt worden wäre und die weiteren Tiere die gleiche Anzahl von Stadien aufweisen würden. Hier kam jedoch die zweite Überraschung[1]: jene Tiere, welche nicht vor dem Winter 1904/5 ihre Metamorphose vollendet hatten, — mochten auch die Gründe hierfür verschiedener Natur sein — schlugen über den Winter ein außerordentlich verlangsamtes Wachstumstempo ein, häuteten in viel längeren, manchesmal 2 Monate dauernden Intervallen und schlüpften erst in den Frühjahrs- oder Sommermonaten des Jahres 1905 aus, indem sie hierbei neue (1—2) Häutungen vor Erreichung des Imagozustandes einschoben! (vgl. die Tabellen). Es mag noch erwähnt werden, daß die Größe der spätgeschlüpften Imagos nicht über jene der frühgeschlüpften hinausging.

Was zunächst die Verzögerung des Wachstums in den Wintermonaten anbelangt, so ist dies zwar eine für unsre Breiten sehr bekannte Erscheinung, die mit der Kälte im Zusammenhang zu stehen scheint. Bei den Hiërodulen war jedoch die Temperatur eher höher als im Sommer (der Heizung wegen). Man könnte an eine »mnemische« Erscheinung im Sinne SEMONS denken, allein für die Heimat der Hiërodulen trifft diese »Erinnerung« nicht zu, da ja gerade in den Wintermonaten sich dort die geschlechtsreifen Imagos herumtreiben. Dem direkten Einflusse des schwächeren Winterlichtes ist nach den später zu besprechenden Versuchen mit Finsterkulturen und Kulturen in verschiedenfarbigem Lichte auch kaum eine Verzögerung zuzuschreiben[2].

Wahrscheinlich hängt die starke Verzögerung des Wachstums, sowie die Steigerung der Häutungszahl mit den Operationen zusammen,

[1] Seit Niederschrift dieses Abschnittes sind mir Angaben über Variabilität der Häutungsanzahl bei Raupen bekannt geworden, vgl. PICTET, 1905, p. 103, und KELLOGG, 1903, p. 747. Bei andern Insektengruppen mit langer Larvenzeit sind nicht sehr starke Schwankungen nach F. HENNEGUY (1904, p. 497) konstatiert.

[2] Hier könnte auch erwähnt werden, daß Raupen aus Eiern derselben *Arctia caja* (Bärenspinner) gezogen, im Finstern bedeutend rascher wuchsen und sich entwickelten als im Lichte. Bei demselben Schmetterling kommen in einem Gelege Eier vor, die im warmen Zimmer kultiviert sich noch vor dem Winter zu Imagos entwickeln, während die andern als Raupen überwintern: leider habe ich die Häutungszahl bei beiden zu kontrollieren verabsäumt, so daß neue Versuche notwendig sind.

die behufs Regenerationsversuchen vorgenommen wurden und wozu im September alle noch nicht verwandelten Exemplare herangezogen werden mußten, da nur mehr eine geringe Anzahl am Leben geblieben war: Bestätigt sich diese Deutung, so würde sie die anscheinend sich widersprechenden Angaben von NEWPORT, daß Raupen nach starken operativen Eingriffen die gewöhnlichen Umwandlungen langsamer vornehmen, und von DEWITZ und GODELMANN, daß Operationen eine Beschleunigung der Häutungen (bei *Ephemera*- bzw. *Bacillus*-Larven) herbeizuführen, zu versöhnen imstande sein: indem zwar eine Häutung rascher als normal eintreten, die Verwandlung aber durch Einschieben weiterer Häutungen oder größerer Pausen doch verzögert werden könnte.

Bei den Crustaceen (Decapoden) hat ZELENY unzweideutig nachgewiesen, daß operierte Krebse rascher häuten als nichtoperierte, und die Häutungsgeschwindigkeit mit dem Grade der Amputation von Gliedmaßen weiter zunimmt, womit eine entsprechend raschere Regeneration Hand in Hand geht[1]). Da jedoch bei den Crustaceen kein dermaßen scharf bestimmtes Endstadium wie die Imago der Insekten auftritt, dieselben vielmehr lange über die Geschlechtsreife hinaus sich weiterhäuten, so ließ sich bisher nicht bestimmen, ob es in die Normalzahl eingeschobene, oder bloß rascher erfolgte Häutungen sind, die den Operationen folgen. Bei den Insekten sind uns die Mittel gegeben, dies zu entscheiden, und es wäre gewiß eine lohnende Aufgabe, an geeigneten Objekten die an der *Hierodula* nur beiläufig und daher ohne die notwendigen Kontrollen gemachten Befunde einer Überprüfung zu unterziehen. Bis dahin möchte ich die gegebenen Deutungen nur mit Vorsicht aufgefaßt wissen.

Von den mehr gelegentlichen Befunden der Aufzucht können wir uns nun zu den absichtlich angestellten Versuchen wenden, welche die Ursachen der grünen bzw. braunen Färbung der Gottesanbeterin ermitteln sollten.

[1]) Entgegen meinen früheren, negativen Befunden an *Mysis* (Erg. der Physiol. S. 111) kann ich nach neuen, gelegentlich von noch unpublizierten Regenerationsversuchen an *Callianassa* und *Alpheus* gemachten Aufzeichnungen die Befunde ZELENYS bestätigen! Damit ist aber noch keineswegs gesagt, daß dies bei allen Tieren und unter allen Bedingungen sich so verhalten müsse.

III. Versuche über die Färbungsursachen.

Die Aufstellung der Versuchsreihen zur Entscheidung der Frage, ob die grüne Färbung durch äußere Faktoren induzierbar ist, kann aus der Tabelle 1 ersehen werden. Es wurden ausdrücklich geprüft die Faktoren: Licht und Finsternis, Farbe des einfallenden Lichtes (Eierpaket II), chlorophyllfreie (Eierpaket III) und etiolinhaltige Nahrung (Eierpaket IV), Farbe des reflektierten Lichtes (»Umgebung«, Eierpaket V). Die Auswahl dieser Faktoren war nach bestimmten Fragestellungen erfolgt, während mit sonstigen Faktoren (Temperatur, Feuchtigkeit, mechanische Agentien) keine besonders darauf hinzielenden Versuchsreihen aufgestellt wurden; einige Versuche über elektrische Reizung wurden an Tieren der Kontrollzucht angestellt. Die Ergebnisse der Versuche werden uns trotzdem gestatten, über alle diese Faktoren Rechenschaft zu geben.

Die erste Frage lautete: »Ist das Auftreten der Grünfärbung bei den Gottesanbeterinnen an die Anwesenheit von Licht gebunden, wie dies beim Pflanzenchlorophyll meist der Fall ist?«

Zur Prüfung dieser Frage wurden die Larven des II. Eierpaketes kurz nach dem Ausschlüpfen in acht gleichen Partien auf je einen kleinen Blechkäfig verteilt, und mit Blattläusen gefüttert. Diese wurden der einen Partie (β) ohne Pflanzenteile gereicht, allen andern (α) auf den befallenen grünen Pflanzen. Partie α und Partie β wurden dem normalen Tageslichte ausgesetzt, während die übrigen Partien mit Kartonstürzen bedeckt wurden. In die obere und vordere (lichtzugewandte) Seite war bei den folgenden Partien eine rote, bzw. gelbe, grüne, blaue oder violette Glasscheibe eingesetzt, während die letzte Partie völlig verfinstert gehalten wurde.

Der Vergleich der Partien α und β sollte das freilich von vornherein infolge des Körperbaues der ausschlüpfenden Larven unwahrscheinliche Bedenken zerstreuen, daß diese sich etwa anfänglich auch von Pflanzennahrung ernähren und Chlorophyllkörner direkt ihre Verfärbung bedingen möchten. Ich hielt es jedoch darum nicht für unnötig, diesen Versuch mit anzustellen, weil Angaben anfänglicher Pflanzennahrung bei *Mantis* mir zu Ohren gekommen sind. Die Aufzucht in den kleinen Metallkäfigen gestaltete sich ungünstig. Die unter gelbem und grünem Lichte gehaltenen, sowie die ohne Pflanzenteile dem Tageslichte ausgesetzten Individuen (Partie β) kamen nicht bis zur 1. Häutung, von den mit Pflanzenteilen dem Tageslichte ausgesetzten Tieren und denen im roten Lichte kamen etliche über die

1. Häutung, die jedoch stark verzögert war, von den im Finstern gehaltenen über die 2. Häutung, den im violetten Lichte gehaltenen über die 3., endlich das letzte Exemplar der blauen auch über die 4. Häutung (und entwickelte sich bis zum Imago). Alle Individuen hatten, sobald sie überhaupt das betreffende, normalerweise grün werdende Stadium erreicht hatten, die grüne Färbung angenommen, so namentlich auch jene im Finstern. Die direkte Aufnahme von Chlorophyllkörnern konnte noch nicht durch diese Versuchsreihe widerlegt werden, weil alle Tiere der dem Tageslichte ohne Pflanzenschutz ausgesetzten Partie vor der Erreichung des betreffenden Stadiums zugrunde gegangen waren.

Die späteren Versuche, in welchen alle Kautelen gegen die Aufnahme von Chlorophyll getroffen wurden, sind gelegentlich des Einflusses der Nahrung zu besprechen, lassen jedoch die Annahme anfänglicher Pflanzennahrung und deren Einfluß auf die Grünfärbung als gänzlich haltlos erscheinen. Das Zugrundegehen der verschiedenen Partien in den Blechkäfigen führe ich auf die Wirkung der zu großen Erhitzung zurück: dies erklärt das vorzeitige Absterben, wo Pflanzen fehlten, hinter denen sich die Larven vor den direkten Wärmestrahlen schützen konnten, im gelben und grünen Licht, sowie im roten (das hier etwas günstigere Resultat trotz Vorwiegens der Wärmestrahlen dürfte auf die geringere Durchlässigkeit der verwendeten roten Scheiben für Lichtintensität beruht haben), dagegen die günstigere Wirkung im Wärmestrahlen abhaltenden violetten und blauen Lichte, sowie im Dunkeln, wo aber die stärkere Gesamterhitzung des Innenraumes ungünstig mitgewirkt haben mag. Daß Finsternis an und für sich (die bereits besprochene Verzögerung des Ausschlüpfens abgerechnet) bei der Aufzucht keinen vernichtenden Einfluß ausübt, werden die später zu besprechenden Versuche gelungener Dunkelkulturen (aus Eierpaket III und V) erweisen.

Die Beantwortung der ersten Frage kann daher formuliert werden: »Das Auftreten der Grünfärbung bei den Gottesanbeterinnen ist an die Anwesenheit von Licht nicht gebunden.«

Zweite Frage: »Ist das Auftreten der Grünfärbung bei den Gottesanbeterinnen an die Aufnahme chlorophyllhaltiger Nahrung gebunden?«

Die von Poulton für gewisse Raupen bereits in Erwägung gezogene Verantwortlichkeit des Chlorophylls für die Grünfärbung ist in neuerer Zeit von Maria Gräfin Linden infolge chemischer Untersuchungen nicht nur auf die grünen Farben der Orthopteren, sondern

sogar auch auf die andersfarbigen Flügeltöne des aus chlorophyllfressenden Raupen entstehenden Schmetterlings (*Vanessa urticae*) ausgedehnt worden. Es mußte sich daher lohnen, experimentell zu prüfen, inwiefern die Nahrung auf die Grünfärbung der braun geborenen Gottesanbeterinnen von Einfluß sei.

Scheinbar wird die Versuchsanstellung bei unserm Objekte dadurch erleichtert, daß es nicht Pflanzen-, sondern Tierkost zu sich nimmt. Damit ist nun freilich sicher, daß nicht direkt frische, unveränderte Chlorophyllkörner aufgenommen werden. Da jedoch nicht allein an die unveränderte Verwendung, sondern namentlich an den von Gräfin Linden angenommenen Wiederaufbau des Chlorophylls aus dessen bei der Verdauung und Resorption gebildeten Abbaustufen gedacht werden konnte, so war die gewöhnliche Fleischkost, nämlich Blattläuse, verdächtig, da diese Tiere zu eben jenen gehören, die das Chlorophyll der Pflanzen zu ihrer Färbung verwenden sollen [vgl. Macchiati[1]) über *Siphonophora malvae* Morley und *S. rosae* Koch], und ein Wiederaufbau nach Passierung des Darmtractes der Aphiden, als auch der Mantide behauptet werden könnte.

Ich richtete daher mein Augenmerk auf die Ausfindigmachung einer unverdächtigen Kost und probierte eine Reihe von Nahrungsmitteln, die, ohne chlorophyllhaltig zu sein, von den Larven genommen werden konnten. Zunächst versuchte ich flüssige Nahrung, die auf Schwammstückchen gereicht wurde, da ich beobachtet hatte, daß die jungen Larven Wasser begierig von solchen absogen. Fleischextrakt wurde jedoch, in dieser Form gegeben, trotzdem verschmäht und die verwendeten Larven starben alle lieber, als daß sie die Schwämme angerührt hätten. Hingegen hatte Rohrzuckerlösung insofern Erfolg, als sie von den Larven gern aufgesogen wurde und, wie sich durch den an Larven desselben Eierpaketes (III) durchgeführten Hungerversuch erwies, jene dadurch vor dem Hungertode errettete. Doch wurden die Tierchen matt, so daß weitere schleunige Abhilfe gesucht werden mußte. Fliegenmaden aus Aas gezüchtet, wurden, wahrscheinlich wegen ihres penetranten Geruchs (oder Geschmacks?), verschmäht, denn die Larven wandten sich direkt von denselben ab; nach kleinen Entomostraken (Muschelkrebschen u. dgl.), die auf nassem Fließpapiere noch weiterzappelten, schlugen

1) Macchiati sucht dem Einwande, daß es sich nicht um tierisches Chlorophyll, sondern um das aufgenommene Pflanzenchlorophyll handelt, durch den Hinweis auf das Vorhandensein desselben auch in jenen Blattläusen, die auf den farbigen Blumenblättern leben, zu begegnen.

die Larven, konnten sie jedoch nicht fassen. Endlich fand sich in der höchsten Not ein geeignetes Futter in der Schmetterlingsmücke (*Psychoda*), deren Larven im Schlamme und Aase leben und die, selbst in einem Keller gefangen, auch keine grüne Pflanzenkost zu sich nehmen dürften; auch besitzen sie keine grüngefärbten Teile. Gleich den Blattläusen wurden diese Mücken von den Gottesanbeterinnen selbst im Finstern gehascht und mit Ausnahme der Flügel verzehrt.

Die Larven des verwendeten III. Eierpaketes wurden für die Versuche in drei Partien geteilt; die erste (α) wurde im Lichte, die beiden andern im Finstern belassen. Die Partie β wurde sonst analog der Lichtkultur gezogen, während γ zu dem bereits besprochenen Hungerversuche herangezogen wurde. Der nochmalige Parallelversuch mit der Finsterkultur war bestimmt dazu zu dienen, falls trotz aller Vorsicht Chlorophyll im Lichte zum Vorschein kommen sollte, dies durch das Fehlen in der Dunkelkultur als einen dem Chlorophyll analog sich verhaltenden Körper nachweisen zu können. Diese Vorsicht erwies sich insofern als gerechtfertigt, als noch während der reinen Rohrzuckerernährung die Tiere der Lichtkultur α zuerst an der Stirne grünlich zu werden anfingen und die Ergrünung nach Erhalt der Mückenkost stetig zunahm, und zwar vorerst an den Vorderbeinen; noch vor der 2. Häutung war auch der Hinterleib grün geworden, nach der 2. Häutung waren die Tiere schön blaugrün und behielten diese Farbe bei vier weiteren Häutungen (die 6. Häutung überlebte bloß ein Exemplar). Ganz ebenso verhielt sich nun aber auch die Finsterkultur β: auch hier trat eine, schließlich ebenso vollkommene Ergrünung wie bei den im Licht oder bei normaler Kost gehaltenen Individuen auf.

Wir kommen daher zu der zweiten Fragebeantwortung: »Das Auftreten der Grünfärbung bei den Gottesanbeterinnen ist an die Aufnahme chlorophyllhaltiger Nahrung nicht gebunden.«

Dritte Frage: »Vermag die Verwendung von Etiolin an Stelle von Chlorophyll die Grünfärbung der Gottesanbeterinnen zu modifizieren?

Poulton (1893) erzielte an Raupen der *Tryphaena pronuba*, welche er (im Finstern) an Stelle von Kohlblättern mit den chlorophyll- und etiolinfreien Mittelrippen dieses Blattes aufzog, einen Ausfall der Grundfärbung, die bei Fütterung mit grünen oder etiolierten Kohlblättern braun oder grün sein kann. Obzwar bei der Entbehrlichkeit aller Pflanzennahrung für die Gottesanbeterinnen die

Entbehrlichkeit des Etiolins mitgegeben war, so wurde doch auch die Substituierung des Chlorophylls durch Etiolin geprüft, damit vollständige Parallelen zu den Versuchen von POULTON erhalten würden. Ist es schon schwer, aus Pflanzen wirklich chlorophyllfreies Futter zu erhalten, so steigerte sich noch diese Schwierigkeit, da die Gottesanbeterinnen bloß Tierkost zu sich nahmen (abgesehen von der nicht ausreichenden und etiolinfreien Rohrzuckerlösung). Die Substituierung des Chlorophylls durch Etiolin konnte daher nur in der Art vorgenommen werden, daß Blattläuse auf etiolierten Pflanzen aufgezogen wurden; solche fanden sich auf Pflanzen, die aus Zwiebeln in einer dunklen Cisterne der Biologischen Versuchsanstalt zu botanischen Zwecken gezogen wurden. Ihre Färbung war im Gegensatze zu der grünen der am Lichte gehaltenen Blattläuse eine blaßgelbe, anscheinend dem Etiolin entsprechende. Da diese »etiolierten« Blattläuse jedoch nur in verhältnismäßig geringer Menge erhalten werden konnten, so fristeten die von ihnen ernährten und natürlich behufs Verhinderung von späterer Chlorophyllentstehung im Finstern kultivierten Gottesanbeterinnen (Eipaket IV) ein kümmerliches Dasein. Keine vermochte die 2. Häutung zu überstehen; immerhin begann jedoch die Ergrünung an der Stirne bei den am längsten überlebenden Individuen (Fig. 31 Taf. VII).

Nun kann aber nicht verschwiegen werden, daß sich später auf etiolierten Pflanzen auch vollständig grüne Blattläuse gefunden haben, es mithin recht zweifelhaft ist, ob die blasse Farbe von Etiolin oder selbst ob die grüne Farbe etwas mit Chlorophyll zu tun hat. Die Entscheidung muß erst der chemischen Untersuchung vorbehalten werden.

Da jedoch eben nur das, was Chlorophyll oder Etiolin war, in unsern Versuchsbedingungen verändert werden konnte, so ergibt sich als vorsichtige Antwort auf unsre dritte Frage: »Die Verwendung von Etiolin an Stelle von Chlorophyll vermag nicht die Grünfärbung der Gottesanbeterinnen zu verhindern.«

Vierte Frage: »Vermag die Farbe der Umgebung (die von der Umgebung reflektierte Lichtart) auf die normale Färbung der Gottesanbeterinnen einen verändernden Einfluß auszuüben?«

Die Insassen des letzten Eierpaketes (V) wurden zur Beantwortung dieser Frage gleich nach dem Ausschlüpfen ins Finstere gebracht, um eine etwaige Empfindlichkeit für reflektiertes Licht möglichst zu erhöhen. Nachdem bei allen die 2. Häutung mit der Annahme der durchaus grünen Färbung erfolgt war, wurde die

Hälfte der Exemplare (20) zur Kontrolle im Finstern weiter aufgezogen, während die andern zu je zweien in farbige Käfige gebracht wurden. Diese bestanden aus hölzernen Kästchen, welche innen mit Ausnahme von zwei Seiten und der oberen Fläche von farbigem Papier ausgekleidet waren. Die eine Seite war mit farblosem Organtin überspannt, das die Ventilation besorgte; die dem Licht zugekehrte Seite und die obere Fläche waren mit farblosen Glasscheiben versehen. Auf die obere Fläche wurde noch ein unter 45° geneigtes Brett aufgestellt, das mit derselben Farbe wie das betreffende Kästchen von unten ausgekleidet, auch das durch die obere Fläche einfallende Licht farbig in das Kästchen reflektieren konnte. Um die einheitliche Umgebungsfarbe nicht zu stören, wurden von den mit den Blattläusen gereichten Pflanzen die grünen Blätter größtenteils entfernt und als Kletterbehelfe für die jungen Larven mit der Kästchenfarbe gleichgefärbte Holzstäbchen verwendet, welch letztere freilich kaum notwendig waren, da die Tiere bald am Organtin und selbst am glatten Papier aufwärts zu klettern lernten.

Zehn verschiedene Farben des Papiers wurden verwendet: rot, braun, orange, gelb, grün, blau, violett, weiß, grau und schwarz. Obzwar in vielen Kästchen noch zwei weitere Häutungen beobachtet wurden (dann wurden die Tiere zu andern Zwecken konserviert), konnte nirgends eine Abweichung von der grünen Färbung bemerkt werden, die bei allen Insassen des betreffenden Eierpakets einen etwas gelblichen Stich besaß.

Die Annahme der Farben ihrer natürlichen Umgebung ist, außer bei einigen Raupen selbst, namentlich bei der Verpuppung derselben beobachtet worden (Lit.: POULTON). Man könnte daher geneigt sein zu glauben, daß trotz der mangelnden Beeinflussung durch die Umgebungsfarben während des Larvenstadiums, doch vielleicht das Nymphenstadium oder die ausschlüpfende Imago der Hiërodulen je nach der Umgebung seine Gewandung richtet.

Aber auch dies kann infolge der gelungenen Aufzuchten bis zum Imago im Dunkeln, im blauen durchfallenden Lichte und im Lichte in verschiedener Umgebung (bald mit, bald ohne Pflanzen) als höchst unwahrscheinlich gelten, da keine entsprechende Regelmäßigkeit in der Farbe sich erkennen ließ.

»Die Farbe der Umgebung vermag somit auf die normale Färbung der Gottesanbeterinnen einen verändernden Einfluß nicht auszuüben.«

Fünfte Frage: »Vermögen elektrische oder taktile Reize bei den Gottesanbeterinnen einen rasch verlaufenden Farbwechsel hervorzurufen?«

Das Scheitern aller Versuche, künstlich eine Färbung den Gottesanbeterinnen zu induzieren, einerseits, und das spontane Auftreten eines Farbwechsels anderseits, veranlaßte mich, in Erwägung zu ziehen, ob nicht etwa, wie dies für Reptilien, Amphibien, Fische und Cephalopoden bekannt ist, die Farbveränderung eine physiologische Funktion und nicht eine morphologische Veränderung sei. Um dies zu prüfen, wurden mittels des Steinachschen Induktoriums grüne und braune Exemplare der Larven gereizt. Die Elektroden waren dabei an verschiedene Stellen angelegt und mit der Stärke der Reizung war bis zur Bewegungslosigkeit oder selbst dem Tode der Tiere fortgefahren worden, aber ohne daß die geringste Veränderung in der Färbung bemerkt werden konnte.

Da für Laubfrösche nach Steinach taktile Reize der Umgebung für die braune oder grüne Färbung maßgebend sein sollen, indem sie die erstere Farbe auf rauhen Flächen (daher auch Erde, Rinde usw.) annehmen, während sie an glatten Flächen grün seien (daher auch auf grünen Blättern, am Glase klebend usw.), so mag hier darauf hingewiesen werden, daß eine derartige Übereinstimmung bei den Hiërodulen nicht beobachtet werden konnte, obzwar die Unterbringung der verschiedenen Partien im Käfige verschiedenartigsten Materials usw. (vgl. Tabelle 1) dies zu konstatieren gestattet hätte (übrigens tritt die Erscheinung beim Laubfrosche keineswegs regelmäßig ein).

»Elektrische oder taktile Reize vermögen bei den Gottesanbeterinnen einen rasch verlaufenden Farbwechsel nicht hervorzurufen.«

Sechste Frage: »Lassen sich die verschiedenen Färbungen der Gottesanbeterinnen aus einer der bisher bekannten Vererbungsregeln ableiten?«

Wenn wir es bei den verschiedenen Farben der Gottesanbeterinnen weder mit einer durch äußere Faktoren induzierbaren morphologischen Veränderung, noch auch mit einem auf Reizung hin rasch eintretenden physiologischen Reflexakte zu tun haben, so bleibt die Alternative offen, daß es sich um eine von vornherein für jedes Individuum festgesetzte Reihe von Färbungsstadien handelt, die durch »Vererbung« überkommen ist.

Namentlich die Anhänger der neo-darwinistischen Schule werden

dies von vornherein für das Wahrscheinlichste gehalten haben. Allein, wenn wir den Verlauf der Farbwandlungen bei einzelnen Individuen verfolgen, so entstehen recht erhebliche Schwierigkeiten in der Anwendung der uns bekannten Vererbungsregeln.

Zunächst handelt es sich nicht um einen Fall, wie etwa bei den von Weismann untersuchten Schwärmerraupen, wo von einem bestimmten Stadium an entweder eine Braunfärbung eintritt oder die Grünfärbung erhalten bleibt, sondern es kann auch wieder zu einer zweiten Rückverwandlung der Farbe kommen; sodann hat die spätere vollkommene Aufzucht von Gottesanbeterinnen (gelegentlich der Regenerationsversuche weitergeführt, vgl. Tabelle 2) die merkwürdige Tatsache ergeben, daß eine solche Veränderung der Farbe auch noch im Imago stattfinden kann (Versuche Nr. 23, 26). Hier haben wir es also nicht nur mit verschiedenfarbigen Stadien, sondern auch mit Veränderungen nach Erreichung der definitiven Form zu tun.

Können wir diese Modi des Farbwechsels nach den bisher bekannten Vererbungsregeln ableiten? Nehmen wir an, es seien ursprünglich grüne und braune Gottesanbeterinnen vorhanden und dieselben kreuzen miteinander. Wenden wir die Galtonsche Vererbungsregel an, so wird sich in der Nachkommenschaft entweder eine gleichmäßige Mischung (als etwa olivbraune Exemplare) herstellen (»Regression«, Pearson) [1], oder jeder Descendent erhält in einigen Teilen des Körpers Charaktere des einen, in andern des andern Vorfahren (also etwa grüne und braune »Schecken«), oder endlich jeder Descendent sieht bloß einem Vorfahr »ausschließlich ähnlich« (»exklusive oder alternative Vererbung«). Im letzteren Falle würden immer wieder grüne und braune Individuen entstehen, wie sie vorwiegend in der Natur angetroffen werden. In keinen dieser Fälle kann jedoch unser Farbwechsel eingereiht werden! Betrachten wir noch die besonderen Mendelschen Vererbungsregeln, die ja freilich für Individuen derselben Rasse überhaupt nicht anwendbar sein dürften, so ergäben dieselben erst recht ein Auseinanderfallen in rein braune und rein grüne Exemplare (eventuell nach Vorherrschen einer Blendlingsgeneration).

Der Annahme einer »Mutation« vollends widerspricht die ganze Natur des Farbwechsels, der, wie hier noch ausdrücklich hervorgehoben werden mag, meist recht allmählich vor sich geht: ist ja

[1]) Eine kurze Zusammenstellung der bisher bekannten Vererbungsregeln habe ich in meiner »Einleitung in die Experimentelle Morphologie«. Wien, Deuticke, 1904, versucht (12. Kapitel).

weder an den ausschlüpfenden Larven noch in keiner Weise zu erkennen, wie oft sie später Farbe wechseln werden, noch scheint ein andres Merkmal zugleich mitverändert zu sein.

Wollen wir an der Erblichkeit der Erscheinung festhalten, so müssen wir entweder die Supposition machen, daß es stets außer grünen und braunen auch solche Individuen gab, die nacheinander in verschiedenem Wechsel grün und braun sind, oder aber, daß es einen Vererbungsmodus gibt, wo die Jungen zu verschiedenen Zeiten (und zwar nicht etwa an bestimmte Stadien gebunden) bald einem Vorfahr, bald dem andern »ähnlich sehen«.

Während ein Ausschluß der ersten Alternative ohne ausgedehnte, fast unmögliche Vererbungsversuche strikt nicht gegeben werden kann, deren Annahme jedoch einen vollkommenen Verzicht auf jede Aufklärung gleichkommt, bin ich in der Lage, für die zweite Alternative einen analogen Fall heranzuziehen, wo ebenfalls eine »successive« Vererbung von Merkmalen der Eltern stattfand, nämlich bei der Augenfarbe junger Katzen[1]. Bisher ist jedoch meines Wissens ein solcher »Wechsel der Vererbungscharaktere« noch nicht als Modalität der Vererbung in Betracht gezogen worden, weshalb ich als Beantwortung unsrer sechsten Frage die Antwort geben muß: »Die verschiedenen Färbungen der Gottesanbeterinnen lassen sich aus einer der bisher bekannten Vererbungsregeln nicht ableiten.«

Siebente Frage: »Bietet der bei den Gottesanbeterinnen beobachtete Farbwechsel Vorteile für die Wirkung einer ‚natürlichen Auslese'?«

Von Cesnola ist ein vorläufiger Bericht über Versuche an *Mantis religiosa* in Neapel publiziert worden, der die günstige Wirkung der grünen oder braunen Farbe, je nach der vorwiegenden Farbe des Untergrundes, experimentell feststellt. Wurden grüne und braune Mantis auf grünem oder braunem Gesträuch angebunden, so wurden jene von Vögeln ausgespäht und verschnappt, die auf andersfarbigem Grunde saßen, während die auf gleichfarbigem übrig blieben.

Wenn wir nun aber diese Ergebnisse auf die Verhältnisse in der Natur übertragen wollen, um das Überleben durch natürliche Zuchtwahl zu demonstrieren, so stoßen wir auf folgende Schwierigkeiten:

---

[1]) Die Ergebnisse sind noch nicht publiziert, da weitere Generationen abgewartet werden sollen.

1) Bleiben die Individuen einer bestimmten Farbe nicht auf dem betreffenden Hintergrunde sitzen.

2) Zeigen sie keinerlei Bestreben, die gleichfarbige Umgebung bei herannahender Gefahr aufzusuchen (wie ich mich auch für *Mantis* in der Wiener Gegend überzeugen konnte).

3) Sind in einer vorwiegend durch eine bestimmte Farbe ausgezeichneten Lokalität die Tiere derselben Färbung nicht immer häufiger als die andersfarbigen.

4) Wird daher eine freie Vermischung der beiden Formen stets stattfinden, und daher der Verlust auf »andersfarbigem Grunde« gefangener Tiere in keiner Richtung einen Unterschied ausmachen können.

Zu allen diesen Schwierigkeiten kommt nun noch der bei den Hierodulen beobachtete Farbwechsel, welcher, ohne Zusammenhang mit der farbigen Umgebung vor sich gehend, das Tier in dem betreffenden Stadium bald sichtbar, bald weniger sichtbar machen kann. Würden die Tiere selbst in einer gleichfarbigen Lokalität zunächst leben und dieselbe auch nicht verlassen, so könnten sie auf einem späteren Stadium — andersfarbig geworden — doch den Feinden zum Opfer fallen; noch mehr: Tiere, welche als Imago in gleichfarbiger Umgebung geschützt waren, können binnen kurzem daselbst verbleibend ungeschützt werden. Nun kommen zu allen Komplikationen noch die Vererbungsverhältnisse: es hätte ein grünes Pärchen, das auf grüner Umgebung den Feinden entging, Nachkommen, die auf einem bestimmten Stadium braun würden, ohne daß die grüne Umgebung sich veränderte, so würde ihnen die Abstammung von den grünen Imagos nichts nützen, die vielleicht auch einmal ein braunes Stadium, jedoch in brauner Umgebung durchgemacht hatten!

»Der bei den Gottesanbeterinnen beobachtete Farbwechsel bietet keinerlei Vorteil für die Wirkung einer ‚natürlichen Auslese'.«

IV. Regenerationsversuche.

(Vgl. vornehmlich Tabellen 2, 3 b—f.)

Unsre Regenerationsversuche wurden von I. Werber an Tieren des 2., 3. und 4. Stadiums begonnen (an dem 1. Stadium, das mit dem Ausschlüpfen fast gleichzeitig durch eine Häutung abgeschlossen wird, konnte aus diesem Grunde nicht operiert werden).

Zunächst wurde die Exstirpation des einen Auges versucht, und zwar an 6 Larven 2. Stadiums; doch starben alle binnen 2 Tagen,

indem sie die starke Verletzung nicht überleben konnten[1]). Die Operationstechnik für die kleinen Larven war folgende: Da die Tiere in ihren Jugendstadien eine sehr große Behendigkeit aufwiesen, und daher, ohne gequetscht zu werden, weder mit der Hand noch mit der feinsten Pinzette gehalten werden konnten, so fing sie I. Werber mit der Spitze eines nassen Pinsels auf und brachte sie damit auf eine Korkplatte, wo sie durch einen quer über den Rücken gelegten, sehr schmalen Papierstreifen, den er an beiden Enden mit Nadeln festgesteckt hatte, ihrer Bewegungsfreiheit beraubt waren. Hierauf konnte zur Operation mit einer kleinen Schere geschritten werden. Die Operationen an den drei Beinpaaren wurden sehr gut vertragen. Beim mittleren und hinteren Beinpaare ist dies wenig zu verwundern, da die im Femur angeschnittenen Extremitäten stets an einer schiefen Naht vor dem Femur-Trochantergelenke abgeworfen wurden, wo also eine präformierte Bruchstelle wie bei so vielen andern Arthropoden besteht (Fig. 40 und 41). Das Vorderbein, auf dessen Regeneration wir wegen der Angaben von Bordage am meisten gespannt waren, wurde in den meisten Versuchsreihen in der Mitte der sehr langen Coxa durchschnitten, was in der verhältnismäßigen Länge des abgeschnittenen Teiles ungefähr der Autotomie im Femur der andern Beinpaare entspricht. Um für den Vergleich der Regenerationsfähigkeit des vorderen Beines mit den beiden hinteren Beinen auch den Wert der abgeschnittenen Glieder in ganz analoger Weise bestimmen zu können, wurden in späteren Versuchsreihen (Przibram, Eierpaket V und Nr. 22) einerseits an einer mittleren oder hinteren Extremität die Coxa (also proximal der präformierten Bruchstelle), anderseits ein Vorderbein im Femur durchschnitten (Fig. 39*a*). Im letzteren Falle entsprach freilich die ungefähr in die Mitte des Schenkels zu liegen kommende Schnittfläche nicht genau der präformierten Bruchstelle an den andern Beinen; bei den Fangbeinen ist aber eine Autotomie nicht vorhanden (was in Übereinstimmung mit den älteren Angaben steht).

An Tibia und Tarsus wurden Operationen nicht ausgeführt, um das Versuchsmaterial nicht noch weiter als ohnehin durch die vielen sonstigen Versuche bedingt, zu zersplittern. Da die Regeneration

[1]) Inzwischen ist I. Werber der Nachweis der Regenerationsfähigkeit des Insektenauges an einem andern Objekte gelungen, vgl. Regeneration des exstirpierten Fühlers und Auges beim Mehlkäfer (*Tenebrio molitor*). Archiv f. Entw.-Mech. XIX. 1905. S. 259.

des Tarsus allein von Bordage auch bei den Fangbeinen von Mantiden beobachtet wurde, so hätte etwas wesentlich Neues dabei schwerlich herauskommen können, außer vielleicht die unliebsame Entdeckung, daß wegen der leicht eintretenden Autotomie bei den beiden hinteren Beinpaaren die Versuche nur jene nach Verlust an der präformierten Bruchstelle wiederholt hätten.

Nur wenige Tiere erlagen den Folgen der Operationen. Auch die eines Fangbeines beraubten ließen nur geringe Blutung erkennen. Die Beute konnten sie nach wie vor erhaschen, indem sie sich des übriggebliebenen zweiten Fangbeins bedienten. Es ist dies nicht verwunderlich, da sie auch normalerweise oft nicht mit beiden Fangbeinen zugleich zuschlagen, sondern die Beute zwischen Femur und Tibia mittels eines Fangbeines erhaschen.

Der Regenerationsprozeß nahm in allen Fällen den für die Hexapoden typischen Verlauf: zunächst bildete sich an der Amputationsstelle der dunkle Wundschorf, womit der sichtbare Prozeß bis zur nächsten Häutung sein Ende erreicht hatte. Erst mit der Abstreifung der alten Haut trat das Regenerat zutage.

In allen Fällen, sowohl bei den mittleren (Fig. 40) und hinteren (Fig. 41), als auch bei den vorderen (Fig. 39) Beinen war es zu einer richtigen Neubildung des abgeschnittenen Teiles (mochte derselbe bis über einen Teil des Femur oder noch weiter in die Coxa hineingereicht haben) gekommen.

»Die jungen Larven der Gottesanbeterinnen sind imstande, das Fangbein zu regenerieren.«

Bordage hatte in allen jenen Fällen, wo es bei seinen Versuchen zu einer Regeneration kam, fast stets in den regenerierten Beinen eine von der normalen Tarsenzahl 5 abweichende und zwar meist die geringere Zahl 4 gefunden, ein Verhalten, das ebenso bei den übrigen hieraufhin untersuchten Orthopteren Stich hielt[1]). Auch alle unsre Regenerate bei der *Hiërodula* zeigten die Tarsenzahl 4, während diese Gottesanbeterin normalerweise ebenfalls an allen Beinen einen fünfgliedrigen Tarsus aufweist. Es mag hier vorweggenommen werden, daß auch auf allen späteren Stadien erzielte Regenerate stets diese »Hypotypie« (Giard; oder noch weniger Glieder) aufwiesen, und daß bis zum Imago aufgezogene Exemplare mit Regeneraten die normale Fünfzahl nicht mehr herstellten, ob-

[1]) Literaturzusammenstellung: Erg. der Physiol. I. 1902. H. Przibram, Regeneration [S. 97, 98, 115, 116 besprochen].

zwar das Regenerat bis fast zur Größe der Gegenseite heranwachsen konnte (vgl. z. B. Fig. 38, Übereinstimmung mit den Versuchen von Brindley an Blattiden). Außer der abweichenden Tarsenzahl zeigte die Gestalt der regenerierten Gliedmaßen keine großen Abweichungen von der normalen; natürlich waren die neugebildeten Teile, wie alle Regenerate, weicher und turgescenter, daher von mehr drehrunder Gestalt als die alten, auch die Bewaffnung mit Dornen, Höckern usw. weniger ausgesprochen. Auffallend war jedoch die Färbung der Regenerate, indem dieselben meist nicht die Farbe, welche gerade zur Zeit des Sichtbarwerdens der neugebildeten Teile an dem betreffenden Gliede vorherrscht, sondern jene eines früher durchlaufenen Stadiums aufweisen: so wiesen die Regenerate auf dem ursprünglichen braunen Stadium (2) operierter, inzwischen aber ergrünter Larven gelbbraune Töne auf (Fig. 33, 36), hingegen die Regenerate später operierter, dann jedoch sekundär braun gewordener Larven grüne Töne (Fig. 11, 17, 18); auch die verschiedenen Schattierungen von grün folgten dem Auf und Ab der durchlaufenen Stadien (vgl. Fig. 14, 20, 34, 35, 37). Endlich jedoch — stets, wenn der Imagozustand erreicht war — hatte die Farbe des Regenerates jene der Gegenseite (welche mit der Gesamtfärbung des Tieres harmonierte) eingeholt, selbst wenn es bei weitem nicht die Größe desselben hatte erreichen können (Fig. 13, 16, 19, 22, 26—38). Die meisten Fälle der letzteren Beobachtungen beziehen sich bereits auf die zu viel späteren Zeiten operierten Larven, die nunmehr zu besprechen sind.

Zur Prüfung der Frage, ob eine allmähliche Abnahme der Regenerationskraft mit fortschreitender Entwicklung schließlich noch vor dem Imagozustande zum vollständigen Ausbleiben von Regeneraten am Vorderbein führen könne, unternahm ich Amputationen in der Mitte der Coxa des Fangbeines an Exemplaren im 6.—8. Stadium[1]). Leider waren im September, als die betreffenden Stadien zugleich vorlagen, so daß vergleichsweise Operationen vorgenommen werden konnten, nur mehr eine geringe Anzahl dank der vielen schon angestellten Versuche am Leben geblieben; vom 5. Stadium waren keine mehr zu gleicher Zeit vorhanden, so daß die Regenerationsgüte dieses Stadiums nur durch Interpolation angegeben werden könnte, was freilich nicht von großer Wichtigkeit ist, weil, wie wir sehen werden, auch noch spätere Stadien gut regenerierten.

[1]) Eine im neunten Stadium erfolgte Operation ergab infolge vorzeitigen Todes des Exemplars (Nr. 27) kein Resultat.

Vier Larven des 6. und 7. Stadiums (Nr. 21, 22, 24, 25) wurden am 7. September des rechten Fangbeines durch einen Scherenschnitt in der Mitte der Coxa beraubt. Nach der ersten folgenden Häutung war in keinem Falle ein Regenerat sichtbar; der Amputationsstumpf war jedoch nicht mit der unveränderten Schnittfläche stehengeblieben, sondern hatte sich zu einem Kegel abgerundet. Erst nach zwei- bis viermaliger Häutung erschien ein deutlich erkennbares Regenerat, das aber auch noch nicht jene Ausbildung aufwies, die bei den ersten Stadien bereits nach der ersten, auf die Amputation gefolgten Häutung auftritt. Die geringere Differenzierung sprach sich in der gedrungenen Gestalt aller vorhandenen Glieder, in der fehlenden Bewaffnung derselben und in der mangelnden Abgliederung der Tarsusglieder aus: es waren nur 1—3 Glieder und meist keine Krallen erkennbar. Im Gegensatz zur Konstanz des einmal aufgetretenen viergliedrigen Regenerationstarsus nahm jedoch die Gliederzahl mit den folgenden Häutungen zu und erreichte schließlich, wenn noch eine genügende Anzahl von Häutungen absolviert werden konnte, die Vierzahl. In einem Falle (Nr. 25) folgte auf die Regenerationshäutung als nächste die Imaginalhäutung, und der Tarsus brachte es bloß auf zwei rudimentäre Glieder (Fig. 26).

Ein Exemplar, welches im 8. Stadium operiert und nach zwei weiteren Häutungen zum Imago wurde, regenerierte das Vorderbein nicht mehr (Nr. 26 Fig. 27), vielmehr blieb die kegelförmige Verheilung des Coxalstumpfes zeitlebens bestehen (das Tier lebte als Imago noch 80 Tage). Sind die angeführten Fälle auch spärlich, so spricht sich doch in dem ganzen Regenerationsverlauf deutlich die allmähliche Abnahme der Regenerationsgüte mit fortschreitender Annäherung an das regenerationsunfähige Imaginalstadium aus.

Es ist von Interesse, hier darauf hinzuweisen, daß bei den Gottesanbeterinnen nicht das absolute Alter die Regenerationsgüte bestimmt, denn in gleichem Alter mit den noch im September auf dem 6. und 7. Stadium befindlichen Larven stehende Exemplare hatten sich längst zu den total regenerationsunfähigen Imagos entwickelt, als jene erst das Regenerat vorzubereiten begannen.

Es könnte verwundern, daß hier das gerade Gegenteil von dem herauskam, was P. Kammerer (S. 174) für Anurenlarven ermittelt hat, nämlich: »neotenische (zwei- oder mehrsommerige) Anurenlarven, noch auf gleichem Stadium befindlich, in welchem normale (einsommerige) Larven die Hinterextremitäten vollständig regenerieren, vermögen diese nicht mehr zu erneuern,« und »neo-

tenische Urodelenlarven, noch auf gleichem Stadium befindlich, in welchem normale Larven sehr rasch regenerieren, zeigen eine ebenso geringe Regenerationsgeschwindigkeit, wie gleichalterige, metamorphosierte Exemplare«. Bei genauerer Untersuchung erweisen sich freilich die zwei Fälle als ganz verschieden: während die neotenischen Amphibienlarven über das gewöhnlich mit der Metamorphose verbundene Wachstumsmaß hinausgewachsen und wahrscheinlich in ein Stadium geringerer Wachstumsenergie eingetreten waren, sind die »über«sommerigen *Hiërodula*-Larven Individuen, die ihre Wachstumsenergie langsamer verausgabt haben als jene, die mit Ende des Sommers bereits ihre Metamorphose beendigt haben, und es steht ihnen noch jene Wachstumsenergie, die sie zur Erreichung der »fixen« Imaginalgröße bedürfen, zur Verfügung: wie bereits früher erwähnt, weisen die Individuen mit längerer Metamorphose doch schließlich keine bedeutendere Imaginalgröße auf, als die mit kurzer[1]).

In der Abnahme der Regenerationsfähigkeit des Fangbeines der Gottesanbeterinnen sehe ich die Erklärung der Befunde von Bordage, falls nicht überhaupt das Absterben seiner Larven so früh erfolgte, daß zur Regeneration überhaupt keine Zeit war: er dürfte zu späte Stadien operiert haben[2]), um mehr als Regeneration des Tarsus zu erhalten.

Wird weniger abgeschnitten, so kann die Regeneration das Betreffende eher noch leisten, als bei größeren Partien. Eine Larve, der das rechte Vorderbein im 7. Stadium in der Mitte des Femur amputiert worden war (Nr. 23), regenerierte nach zwei Häutungen die distalen Partien alle bereits ebenso differenziert, wie jene Individuen, die in den allerersten Stadien in der Coxa operiert worden waren (Fig. 17—19).

Das Regenerat wies sogleich Bedornung und vier gut ausgebildete Tarsenglieder auf und hatte, als nach zwei weiteren Häutungen die Imago ausschlüpfte, bereits fast die Länge der Gegenseite erreicht, während die auf ähnlichen Stadien in der Coxa operierten

[1]) Vgl. den nachträglich hinzugefügten Abschnitt VII (Neotenie)!

[2]) Man könnte natürlich einwenden, daß die von Bordage untersuchten Mantiden (*Mantis prasina* und *pustulosa*) sich vielleicht von unsrer *Hiërodula* verschieden verhalten: wer dies einwendet, dem obliegt es, zu zeigen, daß die aus den Eiern schlüpfenden Larven der beiden *Mantis*-Arten keine Regeneration des Vorderbeines zeigen. Mir stehen diese Arten nicht zur Verfügung, doch werde ich trachten, noch an *Mantis religiosa* die Versuche zu wiederholen.

Vorderbeine stets sehr erheblich hinter der Gegenseite im Imago zurückblieben.

Auch die in einem Falle erfolgte Amputation eines linken Mittelbeines durch Autotomie im 7. Stadium wurde in ähnlicher Weise, und zwar bereits nach der nächsten Häutung, regeneriert (Nr. 26, Fig. 27). Daß auch an den Schreitbeinen die Regeneration allmählich erlischt, bewies eine im 9. Stadium eines Mittelbeines in der Mitte der Coxa beraubte Nymphe, die im Imago nichts mehr ersetzte (Nr. 28, Fig. 28). Vielleicht ist es nicht ganz überflüssig, nochmals ausdrücklich zu erwähnen, daß die Imagos trotz ihrer oft mehrmonatlichen Lebensdauer abgerissene Stücke, selbst auch nur Tarsen, nie ergänzten und auch vorhandene Amputationsstümpfe oder Regeneratanfänge nicht weiterbildeten.

Dagegen war in einem Individuum (Nr. 23) ein während der 9. Häutung autotomiertes Mittelbein nach der 10. (Imaginal-)Häutung in etwa halber Größe regeneriert worden. Bessere Regeneration nach Autotomie als nach andern Verlusten ist öfters, auch von Bordage und von Godelmann an *Bacillus* beobachtet worden.

Im 3. oder 4. Stadium am mittleren oder hinteren Beine in der Coxa operierte Hiërodulen-Larven regenerierten auch langsamer, als solche, die an denselben Tagen durch Autotomie eines analogen Beines beraubt worden waren (vgl. meine Versuche Nr. 11—17, Fig. 35—38). Zum Teil ist dieses Verhalten gewiß nach Analogie des autotomielosen Vorderbeins auf Rechnung der tieferen Abschnittstelle bei den nicht autotomierten Beinen zu setzen; wenn die Erscheinung außerdem direkt mit Anpassung an Autotomie zu tun hätte, so müßten auch distal abgeschnittene Teile unvollkommener regenerieren, als autotomierte; dem widerspricht jedoch die leichte Regenerationsfähigkeit der Tarsen, die ja selbst bis ins Nymphenstadium, sogar auch an den Vorderbeinen nach Bordages eignen Angaben regenerieren.

Bordage konnte bei *Mantis prasina* und *pustulata* weder eine Regeneration des Vorderbeins (außer des Tarsus), noch eine solche der übrigen Beine, wenn dieselben proximal der Autotomiestelle amputiert worden waren, beobachten. Es soll dies auf das Gesetz von Lessona zurückzuführen sein, wonach nur solche Teile regenerationsfähig sind, deren leichter Verlust ihren Ersatz für die Erhaltung der Art notwendig machte (nach dem Schema der natürlichen Zuchtwahl). Bordage ist nun der Ansicht, daß nach dem Verlust der Vorderbeine die Tiere aus Nahrungsmangel zugrunde

gehen müssen, daher keine Regeneration »erworben« werden konnte. Es ist unverständlich, warum gerade immer beide Vorderbeine zugleich verloren werden sollen; geht aber nur eines verloren, so ist, wie wir gesehen haben, das Tier sehr wohl imstande, Beute zu erhaschen, und tatsächlich kann ja, wenn es das Stadium des Tieres erlaubt, Regeneration eintreten. An den hinteren Beinen soll nach Bordage keine Regeneration nach Schnitten erfolgen, die nicht Autotomie auslösen, da diese bei den natürlichen Verletzungen stets zustande komme. Auch dies ist durch unsre Tatbefunde widerlegt. Wie erkünstelt die Einordnung der Regenerationstatsachen in das Lessonasche Gesetz ist, beweist vollends die von Bordage selbst angegebene Nichtregeneration der Springbeine bei den *Orthoptera saltatoria.* Hier ist Autotomie vorhanden, und es muß also angenommen werden, daß trotz einer eignen Einrichtung für Verletzung die also verstümmelten sich nicht bis zur Geschlechtsreife forterhalten könnten. Die von Bordage angeführte Unfähigkeit, sich ordnungsgemäß zu häuten, kann sich wieder bloß auf beider Hinterbeine beraubte Heuschrecken beziehen, denn eines Hinterbeins beraubte bilden sich vollkommen regelmäßig zu Imagos aus (nach meinen noch nicht publizierten Versuchen).

V. Morphallaktische Vorgänge und deren Histologie.

Während nach Autotomie die stehengebliebenen Glieder des autotomierten Beines anscheinend in ähnlichem[1]) Tempo mit den entsprechenden der Gegenseite weiterwachsen und durch einen auf das distale Ende des Stumpfes beschränkten Sprossungsprozeß die Regeneration bewerkstelligen, gehen bei Durchschneidung des Hüftgliedes tiefergreifende Umänderungen vor sich.

Es muß in diesem Falle zunächst eine Komplettierung des Hüftgliedes und sodann eine Neubildung aller andern (distalen) Glieder der Extremität stattfinden.

In jenen Fällen, wo nicht nach der nächsten Häutung sogleich die Miniaturregeneration des ganzen Beines zutage trat, sondern erst nach weiteren Häutungen (oder eine solche überhaupt unterblieb), läßt sich eine zeitliche Trennung dieser beiden Prozesse nachweisen.

Die Komplettierung des Hüftgliedes stellt sich nun meist nicht

[1]) Jedoch nicht ganz gleichem, sondern etwas verzögertem, vgl. namentlich Fig. 41.

als eine echte Sprossungsregeneration dar. Anstatt des Hervorwachsens der distalen Hälfte wird eine zapfenförmige Zurundung des Stumpfes und eine allgemeine Umformung desselben zu einer verkleinerten ganzen Coxa bemerkt. Es ist dieser Prozeß gewissermaßen eine an einem Gliede allein sich abspielende »Morphallaxis«, wie MORGAN die Erscheinung der Umformung eines kleinen Stückes zu einem ganzen (verkleinerten) Tiere nennt.

Auch das weitere Wachstum und die Differenzierung des Hüftgliedes hält sich an die Proportionen einer einheitlich-verkleinerten Coxa, so daß oft jene Stelle, die der Durchschneidung entspricht, gar nicht mehr kenntlich ist.

Diese Verhältnisse gelten ebenso für die beiden (hinteren) Schreitbeinpaare wie für das (vordere) Fangbein. In letzterem Falle ist die Accommodation an die neuen Verhältnisse besonders deutlich. Die Coxa des Vorderbeines besitzt nämlich an ihrem Vorderrande drei größere Zähne, die sich an die Innenfläche in je einen rundlichen weißen Fleck fortsetzen. Wird nun die Coxa durchschnitten, so bleibt meist einer dieser Zähne mit dem zugehörigen Flecke zurück. Würde nun eine eigentliche sprossende Regeneration stattfinden, so würde ein starker Größen- und Differenzierungsunterschied dieses ersten Zahnes und Fleckes gegenüber den weiteren zu erwarten sein, sowie das Glied seine Komplettierung gewonnen hätte. Dies ist jedoch gewöhnlich nicht der Fall: entweder der erste Zahn und Fleck nehmen auch an Deutlichkeit ab oder es treten mehrere gleich deutliche Zähne und Flecke auf (Fig. 34).

Für die Umformung des ganzen Gliedes spricht auch die Färbung desselben. Wie wir gesehen haben, hat das Regenerat oft die Farbe eines früheren Stadiums des betreffenden Individuums. Diese von der sonstigen Körperfärbung abweichende Farbe erstreckt sich nun in den »morphallaktischen« Fällen auch auf jene Teile der Coxa, die gar nicht entfernt worden waren (Fig. 33, 35, 37).

In einem Falle (Fig. 11), in welchem der distale Teil deutlich abgesetzt war, erstreckte sich auch die Färbung des Regenerates nur bis zu dieser Trennungslinie; ebenso verhielt sich anfänglich das Regenerat des in der Mitte des Femur amputierten Vorderbeines (Fig. 17).

Um die im Innern der morphallaktischen Coxa vor sich gegangenen Veränderungen konstatieren zu können, wurden Schnitte angefertigt[1]).

---

[1]) Für die hierbei angewandte Mühe bin ich Herrn Dr. phil. FRANZ MEGUŠAR dankbar. Die durch Äther getöteten Tiere wurden 8 Stunden in

Die Chitinbedeckung erschwert die Herstellung derselben, wie bei den meisten Insekten, in hohem Grade. Doch gelang es wenigstens einige sehr brauchbare Schnittserien zu erlangen. Es handelt sich in der besten Schnittserie um eine Regeneration des proximal der Autotomiestelle, etwa in der Mitte der Coxa amputierten rechten Mittelbeines (Fig. 42, 42*a*).

Der Schnitt geht quer durch das zweite Metathoraxsegment und trifft die Coxa der rechten und der linken Seite der Länge nach; von der rechten Seite ist auch das weitere Regenerat der Länge nach getroffen, während von der normalen linken Seite bloß mehr der Trochanter mitangeschnitten ist, da die übrigen Glieder sich nicht mehr in dieselbe Ebene bringen ließen, übrigens für unsre Frage nicht in Betracht kommen.

Vergleichen wir die innere Anatomie der normalen (linken) Coxa mit jener des Regenerates (der rechten):

In der normalen Coxa laufen gutausgebildete Muskelzüge von der proximalen Einlenkung der Coxa bis an ihr distales Ende und an das Trochantergelenk heran (Fig. 42). Außer diesen ist im Inneren nur wenig Mesoderm vorhanden. Längs der starken Cuticula verläuft das Epithel der Epidermis deutlich gegen innen zu abgesetzt.

In der Coxa des Regenerates ist nichts von den scharf ausgebildeten Muskelzügen zu sehen (Fig. 42). Die geringen Muskelanlagen sind von viel indifferentem Mesoderm und stellenweise von Epithelwucherungen bedeckt. Von scharfem Aufhören stehen gebliebener Reste der alten Muskeln ist gar nichts zu sehen. Das Epithel der Epidermis ist nach innen nicht in jener scharfen Weise abgesetzt, wie bei der normalen Coxa.

Bei stärkerer Vergrößerung (150 linear, Fig. 42*a*) ist in den Schnitten der normalen Coxa die Querstreifung der Muskelfasern und eine stellenweise zweischichtige Epithelanordnung deutlich zu erkennen. Hingegen ist in den gelblichen Mesodermmassen der andern Coxa keine Querstreifung zu erkennen und die Epithelanordnung scheint nicht in zwei Lagen gesondert zu sein. Die dunkel gefärbten Zellkerne sind in dieser Coxa auf gleichem Flächenraume viel häufiger, als in der normalen Coxa. Ein Größenunterschied der einzelnen Kerne ist jedoch durchschnittlich nicht zu konstatieren.

Die gleichen histologischen Merkmale, welche die morphallak-

Perényischer Flüssigkeit fixiert und mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt.

tische Coxa auszeichnen, finden sich auch in den weiteren regenerierten Gliedern, so daß auch in dieser Beziehung die Einheitlichkeit des ganzen Vorganges zum Ausdrucke kommt.

Eine deutliche Scheidung des Epidermisepithels und der Muskelanlagen ist fast überall zu bemerken. Ob ursprünglich, wie neuestens Reed und Morgan für das Einsiedlerkrebsbein behaupten, die neue Muskelanlage aus der Epidermis entsteht, läßt sich freilich nicht direkt widerlegen.

Später bilden sich auch in der Coxa des Regenerates wieder Muskelzüge aus, die die normale Anordnung wieder herstellen. Die betreffende Schnittserie stammt von einer Regeneration des in der Mitte der Coxa amputierten rechten Hinterbeines. Ich unterlasse es, Abbildungen hiervon zu geben, da die fast vollständige Symmetrie nichts Neues gegenüber dem Normalfalle bietet. Daß nicht etwa die hintere Extremität sich anfangs von der mittleren durch sofortige Ausbildung von Muskelzügen oder dergleichen unterscheidet, beweist eine dritte Schnittserie, welche Längsschnitte durch eine hintere Extremität und das gegenseitige Regenerat enthält. Hier ist auch jenes frühere Stadium noch getroffen, wo im Regenerate noch keine ausgebildeten Muskelzüge deutlich sind.

Ich möchte auf die Verwertung des histologischen Materials nur insofern Gewicht legen, als es zum Beweise der bereits durch die Formverhältnisse wahrscheinlich gemachten Umordnungsvorgänge auch in jenen Partien dient, die nicht proximal der Schnittstelle übrig gelassen worden waren.

Die Kombination dieses »morphallaktischen« Prozesses mit der weiteren Sprossung der übrigen Glieder, läßt auf die Wesensgleichheit beider Regenerationsarten schließen.

Der zweite Punkt, welcher mir erwähnenswert scheint, ist das Vorkommen der »morphallaktischen« Prozesse bei einem so hochstehenden Tiere, wie es ein Insekt ist. Es wird hierdurch der bisher nur bei niederen Tieren beobachteten Erscheinung eine allgemeinere Bedeutung zugeschrieben werden können.

Schließlich ist noch von Interesse, daß in jenen Fällen, wo Morphallaxis einzutreten hat, eine längere Zeit bis zum Auftreten des Regenerates und der Erreichung einer bestimmten Länge desselben verstreicht, als in den übrigen Fällen (nach Autotomie oder nach Abschnitt des Vorderbeines an analoger Stelle). Hierauf komme ich noch im folgenden Abschnitte zurück.

VI. Messungen über Wachstums- und Regenerationsgeschwindigkeit.

(Hierzu Tabelle 3 a—g und Diagramme Fig. 43: *A—H.*)

Um dem Wachstums- und Regenerationsproblem in quantitativer Weise näher kommen zu können, sind die Hiërodulen in mehrfacher Hinsicht ein geeignetes Material: ihre leichte Aufzucht, die bedeutende Größe, die deutliche Abgrenzung ihrer einzelnen Teile und der Abwurf der Haut in einem ausgespreizt verbleibenden Stück sind Vorteile für messende Versuche. Wenn ich es daher versuche, an der Hand von Messungen an sieben Exemplaren ein Bild der Wachstumsverhältnisse und der damit eng verknüpften Regenerationsgüte zu geben, so sind es die genannten Vorteile allein, welche es gestattet haben, auch ein so geringes Material mit ausreichender Genauigkeit zu verwerten.

Die Messungen wurden mit einem Zirkel abgenommen und an einem Maßstabe abgelesen; stets wurde nur mit freiem Auge gemessen und bloß auf halbe mm genau [1]). In der Regel dienten die abgeworfenen Häute und die gesteckten Imagos als Meßobjekt (in den Diagrammen die ohne Kreiseinschluß markierten Punkte); nur dort, wo entweder die Haut infolge Zerstückelung bei der Häutung nicht verwendet werden konnte oder — bei Regeneraten — eine unstreckbare Einrollung erfolgt war, wurden Zahlen von den lebenden Tieren direkt mit dem Zirkel abgenommen oder von den mit dem Meßzirkel entworfenen Zeichnungen ermittelt. Die Messungen wurden an den sieben Exemplaren für Länge des Thorax, des Femurs, der Tibia und der Tarsen am linken und rechten Fangbeine durchgeführt; für das erste Individuum, ein Exemplar der Kontrollzucht, sind in der Tabelle auch Maße für die Länge des ganzen Körpers, von der Stirnmitte zwischen den Augen bis zur Hinterleibsspitze gerechnet, eingetragen. Diese Zahlen lassen sich jedoch mit der Zuverlässigkeit der Werte für die einzelnen Glieder nicht verwenden, da der Streckungszustand des Hinterleibes, von dem momentanen Ernährungs- und Erregungszustande des lebenden Tieres abhängig, in ziemlich erheblichem Maße schwankt, während er in der leeren Haut zusammengeschoben gar nicht ordentlich gemessen werden kann. Daher wurde in den übrigen Fällen auf diese Messung verzichtet. Übrigens hat sich bei Aufstellung des Diagramms für die

[1]) Wenn daher bei den abgeleiteten Zahlen oft mehrere Stellen angegeben sind, so geschah dies bloß, damit die Provenienz der Zahlen nachgeprüft werden könnte, was bei Angabe der abgerundeten Zahlen sehr erschwert würde.

Totallänge (H) des Kontrollexemplars ergeben, wie überaus ungleichmäßig die Totallänge im Verhältnis zur Thoracallänge allein zunimmt, was auf Kosten des anfänglich (vor Nahrungsaufnahme) unverhältnismäßig kleinen, später (infolge Reifung der Geschlechtsprodukte) unverhältnismäßig langen Hinterleibes zu setzen ist: erst das Verhältnis von Totallänge zu Thoracallänge ergibt annähernd eine gleichförmig aufsteigende Gerade.

Bezeichnen wir mit Wachstumsgeschwindigkeit den Quotienten aus dem am Ende einer Wachstumszeit erreichten Größenzuwachs, dividiert durch die Wachstumszeit, so können wir sie messen, wenn wir die Wachstumszeit in Tagen ermitteln und als Größenzuwachs die Differenz aus der am Ende der Wachstumszeit gemessenen Länge (in mm), minus der am Anfange der betreffenden Wachstumszeit gemessenen Länge desselben Teiles (in mm) bilden. Das Kontrollexemplar brauchte vom Tage des Ausschlüpfens bis zum Verwandlungstage 148 Tage, maß am Ende der Metamorphose (= Wachstumszeit!)[1] 52 mm Totallänge, bei einer anfänglichen Totallänge von etwa 7 mm, daher ist der Größenzuwachs 45 mm, und die Wachstumsgeschwindigkeit für die Totallänge: $45:148 = 0{,}304$ (mm pro Tag). In analoger Weise ergibt sich für das Halsschild allein bloß eine Wachstumsgeschwindigkeit von 0,085, für den Femur des rechten oder linken Fangbeines 0,074, für die analogen Tibien 0,044 (mm pro Tag). Es ist dies der mathematische Ausdruck dafür, daß die an der jungen Larve spinnenartig lang erscheinenden Extremitäten später im Wachstum immer mehr zurückbleiben, und die Tibia gegenüber dem imposanten Fangschenkel des Imagos zu kurz kommt. Es sei hier an das von Mehnert an Embryonen studierte, verschieden rasche Wachstum einzelner Organe bei verschiedenen Species erinnert (»Cänogenesis«). Daß die an dem Kontrolltiere gemessenen Verhältnisse nicht etwa zufällige sind, beweisen die analogen Zahlen für die übrigen untersuchten Exemplare.

Es sind dies die in der Tabelle 2 unter den Versuchsnummern 21—26 angeführten Gottesanbeterinnen, an welchen das rechte Fangbein entweder in der Coxa oder (nur Nr. 23) im Femur abgeschnitten worden war.

So verschieden groß auch die Wachstumsgeschwindigkeit sich infolge der so sehr schwankenden Dauer der Metamorphose ergibt (vgl. die entsprechende Kolonne auf den Tabellen 3a—g), so kon-

---

[1] Das embryonale Wachstum ist hier nirgends mitgerechnet.

stant halten sich die verhältnismäßigen Wachstumsgeschwindigkeiten der einzelnen Teile eines Exemplars zueinander innerhalb enger Grenzen. Die folgende kleine Zusammenstellung erläutert dies:

Exemplar:	0	21	22	23	24[1]	25	26
Wachstumsgeschwindigk. des Thorax: Wachstumsgeschwindigk. d. Femur des linken Vorderbeines =	1,1	1,2	1,1	1,2	(0,9)	1,2	1,2
Wachstumsgeschwindigk. des Thorax: Wachstumsgeschwindigk. der Tibia des linken Vorderbeines =	1,9	2,0	2,3	2,4	(2,3)	2,2	2,1
Wachstumsgeschwindigk. des Femur: Wachstumsgeschwindigk. der Tibia des linken Vorderbeines =	1,7	1,7	2,2	2,1	(2,6)	1,9	1,8

Interessant wäre es, durch weitere ausgedehnte Versuche zu ermitteln, ob das wenn auch geringe Zurückbleiben der Wachstumsgeschwindigkeit des linken, nicht operierten Vorderbeines (namentlich der Tibia) in den rechts operierten Fällen 21—26 hinter jener des Normalfalles mit der an der homologen Extremität der Gegenseite zu leistenden Ersatzarbeit (Hypertrophie) etwa zusammenhinge (»kompensatorische Hypotrophie«?) oder ob bloß ein zufälliges Resultat (wenige Fälle!) vorliegt.

Im allgemeinen ergibt sich aus den Diagrammen *B*—*F*, daß das Wachstum eines jeden der gut meßbaren Stücke, d. i. Thoraxlänge, Femur und Tibia (letztere bis zur Eingelenkung der Tarsen gemessen) ein recht gleichförmiges ist, nur natürlich an den Häutungsdaten treppenförmig gebrochen: weder ist etwa ein Nachlassen der allgemeinen Wachstumsgeschwindigkeit (am besten durch die Thoraxlänge gemessen), noch eine Steigerung derselben nach den Operationen zu konstatieren. Vielmehr liegen alle an den lebenden Tieren oder an den Häuten gemessenen Punkte annähernd je auf einer Geraden (ähnlich verhält es sich mit Tibia und Femur; in letzterem Falle jedoch mit Ausnahme von Nr. 22, das während der letzten Stadien eine unverhältnismäßig große Steigerung des Femuralwachstums erfahren hat, übrigens auch die Häutungen nicht ordnungsmäßig zu bestehen vermochte).

Die lange zur Metamorphose brauchenden Larven der Gottesanbeterinnen nehmen also in einem bestimmten (seit ihrem Aus-

[1]) Bezüglich dieses Exemplars, dessen letzte Häutung kein Imago lieferte, vgl. weiter unten Abschnitt VII (Neotenie)!

schlüpfen angeschlagenen?) Tempo an Größe zu und legen in einem gewissen Zeitabschnitt der Metamorphose den aliquoten Teil der Längenzunahme (ihres Thorax, ihrer Tibia u. s. f.) zurück.

Dabei brauchen die Häutungen weder nach Ablauf einer bestimmten absoluten Zeit, noch eines bestimmten Zeitabschnittes relativ zur wechselnden Gesamtdauer der Metamorphose, noch nach Erreichung einer bestimmten absoluten Größe (die relative Größe schließt sich nach diesen Konstatierungen und der Voraussetzung gleichförmiger Wachstumsgeschwindigkeit bereits von selbst aus) einzutreten. Es geht daraus die gewiß merkwürdige Tatsache hervor, daß die Häutungen das Wachstumstempo nicht beeinflussen (außer der Veranlassung stufenförmiger Absätze); dies trägt freilich zum Verständnis der Möglichkeit einer Abänderung der Häutungszahl bei (sowie des Eintrittes einer vorzeitigen Häutung nach Amputationen). Anders verhalten sich die rasch sich entwickelnden Individuen, indem der gedrängte Ablauf der Metamorphose in einer steilen Steigerung der Entwicklungsgeschwindigkeit gegen das Ende derselben sich ausspricht.

Für unser Kontrolltier (Diagramm *A*) sind z. B. die Wachstumsgeschwindigkeiten im Nymphenstadium 0,129 (mm pro Tag) für Thorax, 0,149 für Femur, 0,055 für Tibia, im vorhergehenden Larvenstadium 0,075, bzw. 0,100 und 0,025, gegenüber der durchschnittlichen 0,085, bzw. 0,074 und 0,044. Eine geringe Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit und der Imaginalhäutung ist übrigens auch bei den andern zu bemerken.

Während die Werte für das linke Vorderbein aller gemessenen Gottesanbeterinnen nach dem angegebenen Schema für die Wachstumsgeschwindigkeit ermittelt werden konnten, müssen für das rechte Vorderbein jener Exemplare, denen die Gliedmaße amputiert wurde und zu regenerieren begann, die Werte zur Ermittlung der Regenerationsgeschwindigkeit an deren Stelle treten.

Es sei zunächst der einfachere Fall, die Regeneration nach Abschnitt in der Mitte des Schenkels (Nr. 23, d, D) betrachtet. Hier erhalten wir den durch Regeneration zustande gekommenen Zuwachs des Femur, wenn wir das am Imago gemessene regenerierte Glied um den seinerzeit stehengebliebenen Rest (2 mm) verkleinern und diese Differenz durch die von der Operation bis zur Imagohäutung verlaufene »Regenerations«-Zeit dividieren. Wir erhalten 8,5 : 213 = 0,040 (mm pro Tag).

Bei der Tibia desselben Fangbeines haben wir keinen Rest: wir

müssen uns daher mit der Division der mit dem Imaginalstadium erreichten Regeneratlänge durch die Dauer begnügen, während welcher die Tibia überhaupt schon wuchs: es ist dies im Maximum die Zeit von dem Eintritt in jenes Stadium, dessen Abschluß mit der Häutung das Hervortreten des Regenerats erkennen läßt. In unserm Falle erhalten wir 6 : 167 = 0,036 (mm pro Tag); da der Nenner das Maximum eines wahrscheinlichen Wertes angibt, so müssen wir dessen eingedenk sein, daß der Quotient wahrscheinlich noch zu klein angegeben ist (da die Wachstumsgeschwindigkeit während des Nymphenstadiums 1,5 : 42 ebenfalls gleich 0,036 ist, dürfte kein großer Fehler im konkreten Fall gemacht sein).

Dieselbe Überlegung für die Bestimmung des Anfangsnullpunktes wie bei der Tibia im ersten Falle, müssen wir bei den übrigen, wo es sich stets um erst später überhaupt erscheinende Glieder ohne Rest handelt, anwenden. Wir haben gelegentlich der Besprechung der morphallaktischen Vorgänge in der Hüfte gesehen, daß eine Umbildung des Hüftrestes der Regeneration der übrigen Glieder vorangeht, und diese Periode ist es, welche bis zum ersten Auftreten

Exemplar:			21	22	23	24[2]	25	26
durchschn. Wachstumsgeschw. des rechten (reg.) vord. Femur	vom Operationstage an . . .		0,013	0,050	0,040	0,021	0,023	0
	von der Anlage d. Gliedes an .		0,018[1]	0,089	—	0,054	0,044	0
durchschn. Wachstumsgeschw. der rechten (reg.) vord. Tibia	vom Operationstage an . . .		0,011	0,017	0,028	0,011	0,011	0
	von der Anlage d. Gliedes an .		0,015[1]	0,029	0,036	0,029	0,022	0
durchschnittl. Wachstumsgeschw. d. (linken) nicht oper. vord. Femur		0,074	0,035	0,059	0,029	0,036	0,038	0,037
- - - - - - Tibia		0,045	0,021	0,027	0,014	0,014	0,020	0,021
Wachstumsbeschleunigung des regenerierenden Femur			—[1]	1,7	1,4	1,5	1,2	
der regenerierenden Tibia . . . . . gegenüber dem entsprechend. Gliede der andern Seite			—[1]	1,1	2,5	2,1	1,1	

1) Das Tier Nr. 21, das vor der Erreichung des Imaginalzustandes starb, und zwar aus unbekannten Gründen, zeigt eine bedeutend geringere Regenerationsgeschwindigkeit als die übrigen, gesunden Tiere. Es scheint sich um einen pathologischen Zustand gehandelt zu haben.

2) Vgl. bezüglich dieses Tieres weiter unten Abschnitt VII (Neotenie).

der weiteren Gliederanlagen vergangen sein muß. Würden wir diese Periode in unsre Regenerationsdauer mit einbeziehen, so würden wir ganz unrichtige Werte erhalten, nämlich viel zu geringe (vergleiche die Zusammenstellung auf vorhergehender Seite).

Vergleichen wir die Wachstumsgeschwindigkeit der nichtoperierten Seite mit den Geschwindigkeiten der analogen Regenerate, so stellt sich uns das Regenerationswachstum in den beobachteten Fällen (bis auf einen?) als eine wenn auch geringe Beschleunigung des (annähernd normalen) Wachstums der Gegenseite dar (diese geringen Beschleunigungen noch als zufällig zu betrachten, liegt kaum ein Grund vor, weil wir es bei den Regenerationsgeschwindigkeiten, wie oben auseinandergesetzt, bereits mit Minimalzahlen zu tun haben).

Um zu sehen, ob die Geringfügigkeit der Beschleunigung etwa von dem späten Stadium zur Operationszeit abhängig ist, habe ich für einen der von Werber am 2. Stadium angestellten Regenerationsversuche (Tabelle 2, Katalogs-Nr. 1), für den die nach derselben Vergrößerung aufgenommene Photographien gute Messungen nachträglich gestatteten, die entsprechende Zahl ermittelt. Es ergab sich für den Femur 1,4, für die Tibia 1,6, also keine von den für die später operierten Tiere in einer bestimmten Richtung stark abweichende Zahlen. Wenn sich dieses Ergebnis durch weitere Versuche verallgemeinern ließe, so würde es bedeuten, daß die schwächere Regeneration auf späteren Stadien nicht auf einer Abnahme der Regenerationsbeschleunigung bei der Gottesanbeterin beruhen würde, sondern darauf, daß keine genügende Zeit bis zum Ende der Metamorphose (dem Schluß des Wachstums) verfließen kann, damit die (normale) Größe der Gegenseite erreicht werden kann. Diese Zeit wird bei jenen Operationen, nach denen zuerst die morphallaktische Umordnung eines weiter zurückliegenden Gliedes erfolgen muß, noch weiter herabgesetzt, und so erklärt sich die (unverhältnismäßig?) geringere Regeneration nach Durchschnitt der Coxa, als nach Durchschnitt des Femurs (oder der Autotomie in den analogen Fällen bei der mittleren und hinteren Extremität).

Bisher habe ich von dem absoluten Wachstumszuwachs und dessen Geschwindigkeit gesprochen. Es muß aber eigentlich bei der Vergleichung von Exemplaren verschiedener Größe dieser Wachstumszuwachs durch die (Anfangs-)Größe dividiert werden, um vergleichbare relative Wachstumszuwachse und deren Geschwindigkeiten zu erhalten. Da die absolute Zuwachsgeschwindigkeit während der Larvenentwicklung annähernd gleich bleibt, die Größe aber

stets zunimmt, so muß der Quotient daraus, d. i. die relative Wachstumsgeschwindigkeit, stets mit zunehmendem Alter kleiner werden. Gleiches gilt von der analog gebildeten relativen Regenerationsgeschwindigkeit[1]).

Wenn wir nun trotzdem eine konstante Regenerationsbeschleunigung erhalten, so deutet dies auf eine ursächliche, gerade proportionale Verknüpfung der jeweiligen Wachstums- und Regenerationsgeschwindigkeit.

Auf die allgemeinen, durch Formeln ausdrückbaren Beziehungen will ich hier noch nicht eingehen, da ich dieselben im Zusammenhang mit meinen übrigen Regenerationstheorien später eingehend vorlegen werde.

Auch die Ausdehnung der Versuche über den Farbenwechsel auf andre Objekte und die chemische Untersuchung der Pigmente werden den Inhalt einer weiteren Abhandlung bilden.

Neue Versuche über Vererbung und Bastardierung sind im Gange.

VII. Ein Fall von partieller Neotenie?

Als bereits alle übrigen *Sphodromantis* sich verwandelt hatten, und die vorliegende Arbeit bereits niedergeschrieben wurde, blieb noch bis zum 6. Januar 1906 ein Exemplar am Leben, nämlich Nr. 24 der Tabellen. Das Tier entstammte der Finsterkultur III β und war nach der 6. Häutung am 7. September 1904 mittels eines Scherenschnittes durch die Hälfte der Coxa des rechten Fangbeines beraubt worden und hatte dasselbe mit der am 18. Februar 1905 stattgefundenen 8. Häutung regeneriert (Fig. 20). Zwei weitere Häutungen erfolgten bei gleichzeitigem Wachstum des Regenerates am 24. April und 30. Mai desselben Jahres. Anscheinend war das Nymphenstadium erreicht, indem deutliche Flügelanlagen vorhanden waren, und ich erwartete etwa in Monatsfrist die Imago ausschlüpfen zu sehen. Allein es verging der Sommer und der Herbst 1905, ohne daß das Tier sich weiter verändert hätte, obzwar es bei gutem Appetite war und die gereichten Mehlwürmer stets verzehrte. So überlebte das Tier noch das neue Jahr 1906 und wurde dann am 7. Januar d. J. tot in seinem Behälter aufgefunden, leider auch schon von den als Futter gereichten Mehlwürmern stark angefressen. Das Exemplar hatte seit seinem Ausschlüpfen 610 Tage gelebt, und

[1]) Vgl. die Fußnote bei ZELENY, S. 14.

während es in den ersten 389 Tagen 10 Häutungen durchmachte, also durchschnittlich $^{389}/_9 = 43^2/_9$ Tage[1]) zu einer Häutung brauchte, verharrte es die weiteren 201 Tage, ohne ein weiteres Stadium zu erreichen, und starb anscheinend eines natürlichen Todes, ohne das Imaginalstadium erreicht zu haben.

Obzwar das Exemplar, wie erwähnt, von den nach seinem Tode zu Herren gewordenen Futtertieren stark beschädigt war, so waren glücklicherweise jene Belegstücke vollständig erhalten geblieben, die zur Messung verwendet werden sollten. Eine Ausnahme bildete das Regenerat des rechten Fangbeines, von dem bloß die Coxa erhalten ist. Übrigens war der Tarsus des Regenerates während des Sommers 1905 abermals in Verlust geraten (das genaue Datum kann ich meiner Ferialabwesenheit halber nicht angeben) und noch in den ersten Tagen des Jahres 1906, als ich das Exemplar zum letzten Male lebend kontrollierte, in gar keiner Weise ersetzt worden. Die Messung der Thoracallänge, der Bestandteile des linken normalen Fangbeines, sowie der Coxa des rechten Regenerates ergab nun am Tage nach dem Tode (7./I. 06) genau dieselben Werte, welche nach der letzten Häutung am lebenden Tiere gemessen (30./V. 1905) und in der Fig. 22 festgehalten worden waren. Es hatte also keinerlei Wachstum während der häutungslosen Zeit stattgefunden. Es kann dies nicht als eine unbedingte Folge der Häutungslosigkeit angesehen werden, da ja die Gottesanbeterinnen, wie oben angeführt, durch Dehnung auch zwischen den Häutungen merklich wachsen. Daher spricht sich in der unveränderten Größe aus, daß gewissermaßen gar nicht die Absicht zu einem weiteren Wachstume und also auch nicht zur Verwandlung vorlag. Hierfür sind noch zahlreiche andre Gründe anzuführen: die bereits mit der 10. Häutung erreichte Größe fällt bereits innerhalb der für die Imagos vorkommenden Werte; sie ist bei der letzten (10.) Häutung durch einen gegenüber den früheren Zuwachsen bedeutenderen Sprung erreicht, was gewöhnlich die letzte (sonst also Imaginal-) Häutung charakterisiert. Ferner hätte der abermalige Verlust des Tarsus eine Häutung eher beschleunigen müssen, wenn eine solche überhaupt möglich gewesen wäre. Anderseits bestätigt das Ausbleiben der Regeneration des Tarsus, daß überhaupt die Wachstumsfähigkeit erloschen war.

Das Tier hat also einen Endzustand erreicht, ohne die für die

[1]) Da die erste Häutung mit dem Ausschlüpfen aus dem Kokon zusammenfällt, sind bloß neun Häutungsintervalle zu zählen, also durch 9 statt durch 10 zu dividieren.

Imago dieser Art charakteristische Umwandlung durchgemacht zu haben. Das Verharren auf einem Larvenzustande zu einer Zeit, da sonst die Metamorphose beendigt ist, wurde von KOLLMANN als Neotenie bezeichnet. Dieselbe ist aber erst vollständig, wenn auf dem Larvenstadium die Geschlechtsreife eintritt. Ob dies bei der Gottesanbeterin eintreffen kann, ist nach unserm Falle nicht zu entscheiden, denn erstens ist das Abdomen fast vollkommen zerfressen, zweitens haben ja auch die metamorphosierten, in der Gefangenschaft gezogenen *Sphodromantis* sich bisher als unfruchtbar erwiesen. Wenn etwa aus der Gestalt des Hinterleibes auf die Geschlechtsreife geschlossen werden sollte, so dürfte nach dem rautenförmigen, flachen Aussehen desselben an dem neotenischen Exemplare (jedenfalls einem Weibchen) keine Geschlechtsreife vorhanden gewesen sein. Allein diese Form des Hinterleibes entspricht der Larve und für diese brauchte auch bei Geschlechtsreife ebenso wie bei den andern Charakteren im neotenischen Zustande am Abdomen keine Veränderung vorzukommen.

Das besondere Interesse dieses Falles von, wenn auch nur partieller, Neotenie liegt darin, daß viele verwandte Gattungen flügellose Imaginalstadien besitzen oder solche mit rudimentären Flügeln und daß bei den Stabheuschrecken die flügellosen Formen sogar großenteils sich parthenogenetisch fortpflanzen, sich also wie geschlechtsreife Larven, die gar nicht mehr des imaginalen Geschlechtstriebes sich erfreuen, verhalten.

Was nun die Ursachen der Neotenie in unsrer *Sphodromantis* anbelangt, so sind dieselben nach dem einen Falle natürlich nicht mit Sicherheit zu beurteilen. Das Exemplar war Zeit seines Lebens vollständig finster und in einem verhältnismäßig kleinen Blechkäfige (20 cm Länge, je 12 cm Höhe und Breite) gehalten, außerdem seines rechten Fangbeines beraubt gewesen. (Die Temperatur war nie weit von 25° C.)

Mögen diese für das Wachstum ungünstigen Bedingungen eine gewisse Schuld tragen, so ist doch anderseits darauf hinzuweisen, daß die Nahrungsaufnahme keine ungünstige und das Mindestmaß eines *Sphodromantis*-Imagos bereits überschritten war. Das Exemplar hatte seine nach der 8. Häutung bräunliche Farbe mit der 9. Häutung in ein lichtes Grün verwandelt und ein sehr blasses Grün bis zu seinem Tode beibehalten. Ich führe diese Färbungen hier besonders an, weil sie bestätigen, daß die Annahme und Erhaltung der grünen Farbe unabhängig von dem Lichtausschlusse,

der gereichten Nahrung (Mehlwürmer, die mit Kleie, Holzmulm, Zitronenstückchen gefüttert werden, enthalten doch kein Chlorophyll!) vor sich geht. Es wird vielleicht möglich sein, die Helligkeit der Farbe auf die die Pigmentbildung hindernde Finsternis zu setzen, wozu aber noch weitere Versuche notwendig sind. Diese hellere Färbung wäre dann nicht im Sinne der Chlorophyll-Etiolements bei grünen Pflanzen, sondern von Bleichungserscheinungen z. B. der Höhlentiere (*Proteus*, *Niphargus*) aufzufassen.

Zum Schlusse sei noch auf die Bestätigung der bezüglich des Verhaltens der Regeneration zum absoluten Alter und anderseits zur Entwicklungsstufe gemachten Bemerkungen (S. 174) durch unsern Neoteniefall hingewiesen. Ich habe dort ausgesprochen, daß der scheinbare Widerspruch im Verhalten der *Sphodromantis* und der Amphibien bezüglich der Regeneration bei verzögerter Verwandlung darauf zurückzuführen sei, daß erstere einer langsameren Verausgabung der Wachstumsenergie die Verzögerung verdanken, wobei sie aber daher regenerationsfähig bleiben, während letztere das normale Wachstumsmaß bereits erreicht haben und daher auch entsprechend weniger leicht regenerieren. In der neotenischen *Sphodromantis* sehen wir nun tatsächlich ebenso wie bei den neotenischen Amphibien keine Regeneration mehr eintreten: sie hat eben mit Erreichung der Wachstumsgrenze auch die Regenerationsfähigkeit in entsprechender Weise eingebüßt.

VIII. Zusammenfassung.

1) *Sphodromantis bioculata* Burm. kommt in grünen und braunen Exemplaren an ein und derselben Lokalität vor.

2) Die Anzahl der Häutungen ist bei verschiedenen Exemplaren verschieden; die Färbung eines und desselben Exemplars kann im Laufe der Zeit zwischen grün und braun mehrfach variieren.

3) Das Auftreten der Grünfärbung an den braun[1]) ausschlüpfenden Larven ist weder an Licht (Finsterkulturen) oder chlorophyll- oder etiolinhaltige Nahrung (Rohrzucker- und *Psychoda*-Fütterung), noch an die Farbe der Umgebung (farbige Kästchen) gebunden; der Farbwechsel ist aber auch kein[2]) plötzlicher (elektrische Reiz-

[1]) Es gibt auch grün ausschlüpfende Junge (Zusatz 1906).

[2]) Durch Versuche an *Mantis religiosa* dürfte sich eine gewisse Einschränkung dieses Wortes auf: »nicht immer« ergeben.

versuche) »physiologischer« und scheint weder durch die bisher bekannten Vererbungsregeln noch durch Selection erklärbar.

4) Das »Fangbein« (1. Beinpaar) der Gottesanbeterin ist ebenso regenerationsfähig wie die übrigen Beine, und zwar regenerieren alle Beine rascher, wenn sie an der, bei den beiden hinteren Beinpaaren durch Autotomie ausgezeichneten Stelle amputiert werden, als wenn weiter proximal die Hüfte durchtrennt gewesen.

5) Nach Durchtrennung der Hüfte findet nämlich zunächst eine Umformung des Restes zu einer verkleinerten Ganzbildung (»morphallaktischer« Vorgang) statt, wobei die ausgebildeten Muskelreste durch weniger differenziertes Gewebe ersetzt werden und sich die ein früheres Stadium des betreffenden Exemplars wiederholende Färbung des Regenerates bis über die ganze Hüfte erstreckt.

6) Die absolute Wachstumsgeschwindigkeit des Thorax, des Femurs und der Tibia scheint während der postembryonalen Entwicklung für jedes Exemplar eine konstante zu sein, die jedoch bei verschiedenen Exemplaren um mehr als das Doppelte variieren kann; die absolute Regenerationsgeschwindigkeit scheint der absoluten Wachstumsgeschwindigkeit parallel zu gehen, so daß die Beschleunigung dieser letzteren durch Regeneration wieder eine Konstante ergibt. Diese beiden Konstanten schließen in sich ein, daß die relative Wachstums- und Regenerationsgeschwindigkeiten bis zur Erreichung des Imaginalzustandes gleichförmig abnehmen, da die Größe des Tieres gleichförmig zunimmt, der Größenzuwachs aber in der Zeiteinheit sich gleichbleibt.

7) In einem Falle blieb ein Tier zeitlebens auf einer dem Imaginalzustande vorangehenden Entwicklungsstufe stehen (partielle Neotenie), obzwar es von allen Exemplaren weitaus das größte Alter erreicht hatte.

IX. Literaturverzeichnis.

Bordage, E., Régénération des membres chez les Mantides. Compt. Rend. Acad. Paris. Bd. 128. p. 1593—1596. 1899. [Auch: Annals and Mag. Nat. Hist. London. (7.) 4.]

—— Recherches anatomiques et biologiques sur l'Autotomie et la Régénération chez divers Arthropodes. Thèses Fac. Sciences Paris. Sér. A. No. 494. No. ordre 1207. 1905.

Brindley, H. H., On the regeneration of legs in Blattidae. Proceed. Zoolog. Soc. London. 1897. p. 903.

—— On certain characters etc. Das. 1898. p. 924.

BURMEISTER, H., Handbuch der Entomologie. Bd. II. Berlin 1838. [zit. WERNER S. 17.]

CESNOLA, A. P., Preliminary note on the protective value of colour in Mantis religiosa. Biometrika. III. 1904. p. 58.

DEWITZ, H., Einige Beobachtungen betr. d. geschloss. Tracheensystems bei Insektenlarven. Zool. Anz. XIII. 1890. S. 500—525.

GIARD, A., Sur les régénérations hypotypiques. C. R. Soc. Biol. Paris. Bd. 4. (10.) 1897. p. 315—317.

GODELMANN, R., Beitrag zur Kenntnis v. Bacillus Rossii. Arch. f. Entw.-Mech. XII. 1901. S. 265—301.

HENNEGUY, L. F., Les Insectes. Morphologie, Reproduction, Embryogénie. Paris, Masson, 1904. [p. 497.]

KAMMERER, P., Über die Abhängigkeit des Regenerationsvermögens der Amphibienlarven von Alter, Entwicklungsstadium und spezifischer Größe. Arch. f. Entw.-Mech. XIX. 1905. S. 148.

KELLOGG, V. L., Variations induced in Larval, Pupal and Imaginal Stages of Bombyx mori by controlled varying food supply. Science. 11. XII. 1903. p. 741—748.

KOLLMANN, J., Das Überwintern von europäischen Frosch- und Tritonlarven und die Umwandlung des mexikanischen Axolotl. Verhandl. d. naturforsch. Gesellsch. in Basel. 7. Bd. (1883.) S. 387 ff.

LINDEN, M. v., Farben und Farbenverteilung im Tierreich. Die Woche. Berlin. 11. Nov. 1899. [Grüne Heuschreckenfarbe.]

—— Die Flügelzeichnung der Insekten. Biol. Centralbl. XXI. 1901. S. 623, 657, 753.

—— Die gelben und roten Farbstoffe der Vanessen. Biol. Centralbl. XXIII. 1903. S. 777, 821.

MACCHIATI, L., La Clorofilla negli Afidi. Bullet. Soc. entomol. Ital. XV. 1883. p. 163—164.

MEHNERT, E., Kainogenesis. Jena, Fischer, 1897.

MORGAN, T. H., Experimental studies of the Regeneration of Planaria maculata. Arch. f. Entw.-Mech. VII. 1898. S. 364.

—— Growth and Regeneration in Planaria lugubris. Arch. f. Entw.-Mech. XIII. 1902. S. 179. [S. 181.]

NEWPORT, On the reproduction oft lost parts in the Articulata. Ann. and Mag. Nat. hist. Lond. (1.) XIX. 1847. p. 145.

PICTET, A., Influence de l'Alimentation et de l'Humidité sur la variation des Papillons. Mém. Soc. de Physique et d'histoire naturelle de Genève. Vol. XXXV. Fasc. 1. 1. VI. 1905.

PIEPERS, M. C., Mimikry, Selektion, Darwinismus. Leyden, Brill, 1903.

POULTON, E. B., The essential nature of the colouring of Phytophagous Larvae etc. Proceed. Roy. Soc. Lond. XXXVIII. 1885. p. 269. [Tb.: Spektra.]

—— An enquiry into the cause and extent of a special colour-relation between certain exposed Lepidopt. pupae etc. Phil. Trans. Vol. 178. 1887. p. 310.

—— The colours of animals. Internat. sc. Ser. LXVIII. 1890.

—— The experimental proof that the colours of certain Lepidopt. larvae are largly due to modified Plant Pigments, derived from food. Proceed. Roy. Soc. Lond. LIV. 1893. p. 41.

PRZIBRAM, H., Regeneration. Ergebnisse d. Physiologie. I. 1902.

SEMON, R., Die Mneme. Leipzig, Engelmann, 1904.

STEINACH, E., vgl. die betr. Lit. in: ECKER-WIEDERSHEIM, Anatomie des Frosches. 3. Aufl. 1896.

WEISMANN, A., Studien zur Deszendenztheorie. II. Über die letzten Ursachen der Transmutationen. Leipzig, Engelmann, 1876. [Sphingidenraupen: S. 83—86.]

—— Tatsachen und Auslegungen in bezug auf Regeneration. Anatom. Anz. XV. 1899.

WERBER, I., Regeneration des exstirpierten Fühlers und Auges beim Mehlkäfer. Arch. f. Entw.-Mech. XIX. 1905. S. 259.

WERNER, F., Orthopterenfauna Ägyptens. Sitzber. Ak. Wiss. Wien. CXIV. Abt. 1. 1. V. 1905. S. 1.

WIENER, O., Farbenphotographie durch Körperfarben u. mechan. Farbenanpassung. Ann. d. Physik u. Chem. N. F. LV. S. 225. 1895.

ZELENY, CH., Compensatory Regulation. Journ. of Experim. Zoöl. II. 1905. p. 1.

—— The Relation of the Degree of Injury to the Rate of Regeneration. Das. p. 347. [Vorläuf. Mitteilung hierzu: Science, 2. Juni 1905.]

X. Erklärung der Abbildungen.

Tafel VI—IX.

(Alle Figuren beziehen sich auf *Sphodromantis bioculata* Burm.)

Taf.	Fig.		Katalog-Nr. des Tieres	Vgl. Tabelle	Vgl. Seite	Vergrößerung
VI	1	Eikokon mit anhängenden »ersten« Häuten	—	—	153	1
	2	Larve, 2. Stadium (Kontrollkultur)	—	3 a	153, 154	-
	3	- 3. - -	—	-	155	-
	4	- 4. - -	—	-	155, 156	-
	5	- 5. - -	—	-	- -	-
	6	- 6. - -	—	-	- -	-
	7	- 7. - braun -	0	-	156	-
	7*a*	- - - grün -	—	-	-	-
	7*b*	- - - Übergangsfärbung -	—	-	-	-
	8	- 8. - (Kontrollkultur)	0	-	156, 157	-
	9	9. - = Nymphe -	-	-	157	-
	10	10. - = Imago, ♂ -	-	-	157, 158	-
	11	Larve, 9. Stad., Regenerat. Fangb. r.	21	3 b	173, 179	
	12	dieselbe, 10. - - - -	-	-	173, 179	
	13	- 11. - (= Nymphe?), Regeneration Fangbein r.	-	-	173	
	14	Larve, 10. Stad., Regeneration Fangb. r.	22	3 c	-	
	15	dieselbe, 11. Stad. = Nymphe, Regeneration Fangbein r.	-	-	173	
	16	dieselbe, 12. Stad. = Imago, ♀, Regeneration Fangbein r.	-	-	174	

Taf.	Fig.		Katalog-Nr. des Tieres	Vgl. Tabelle	Vgl. Seite	Vergröße-rung
VII	17	Larve, 9. Stad., Regenerat. a. r. Fangbein Femur.	23	3 d	173, 179	
	18	dieselbe, 10. Stad. = Nymphe, Regeneration a. r. Fangbein Femur	-	-	173, 175	
	19	dieselbe, 11. Stad. = Imago, ♂, Regeneration a. r. Fangbein Femur	-	-	174, 175	
	20	Larve, 9. Stad., Regenerat. Fangbein r.	24	3 e	173	
	21	dieselbe, 10. Stad., - - -	-	-	173	
	22	dieselbe, 11. - gezeichnet 30./V. 05, Regeneration Fangbein r.	-	-	174	
	23	dieselbe, 11. Stad., gezeichnet 30./V. 05, Regeneration Fangbein r.	-	-	174	2
	24	dieselbe, 11. Stad., gezeichnet 7./I. 06, (keine Regeneration Fangbein r.) . .	-	-	174	1
	25	Larve, 10. Stad. = Nymphe, Regeneration Fangbein r.	25	3 f	174	-
	26	dieselbe, 11. Stad. = Imago, ♂, Regeneration Fangbein r.	-	-	174	-
	27	Larve, 10. Stad. = Imago, ♂, Fangbein r. nicht regeneriert	26	3 g	174, 175	-
	28	Larve, 9. Stad. = Imago, ♂, Mittelb. r. nicht regeneriert	28	2	176	-
	29	ohne Nahrung 14 Tage nach Schlüpfen überlebende Larve	—	1 (IIIγ)	154	-
	30	mit Rohrzucker u. *Psychoda* gefütterte Larve (14 Tage).	—	1 (IIIα)	154	-
	31	mit etiolierten Aphiden (im Finstern) gefütterte Larve (23 Tage)	—	1 (IV)	165	
	32	Larve während d. 2. Häutung (2./3. Stad.)	—	—	154, 155	-
	33	Larve, 4. Stad., Regenerat. Fangbein r.	4	2 (I)	173, 178	
	34	Larve, 5. (6.?) Stad., - - -	4a	-	173, 178	
	35	Larve, 5. Stad., Regenerat. prox. Autot. st. abgeschn. Mittelbein r.	14	2 (V)	178	
	36	Larve, 5. Stad., Regenerat. Hinterbein r.	16	-	173, 176	
	37	Larve, 5. Stad., Regenerat. prox. Autot. st. abgeschn. Hinterbein r.	12	-	173, 178	
	38	Larve, 6. Stad., Regenerat. Hinterbein r.	17	-	173, 176	
		(Photographien:)				
VIII	39	Larve, 3. Stad., Regenerat. Fangbein r.	1	2 (I)	172	14
	39*a*	dieselbe, 2. Stad., das amputierte rechte Fangbein	-	-	171	-

Taf.	Fig.		Katalog-Nr. des Tieres	Vgl. Tabelle	Vgl. Seite	Vergrößerung
	40	Larve, 3. Stad., Regenerat. Mittelbein r.	2	2 (I)	171	14
	41	- - - - Hinterbein -	3	-	171, 178	-
	42	Schnitt durch die Larve Fig. 35 (Querschnitt durch den Rumpf und Längsschnitt durch die Hüften und das Regenerat)	14	2 (V)	179	45
	42 *a*	derselbe Schnitt, bloß die innere Partie der Hüften	-	-	179	150
IX	43	Wachstumsdiagramme:				
	A	. . . .	0	3 a	181 ff.	
	B	. . . .	21	3 b	-	
	C	. . . .	22	3 c	-	
	D	. . . .	23	3 d	-	
	E	. . . .	24	3 e	-	
	F	. . . .	25	3 f	-	
	G	. . . .	26	3 g	-	
	H	. . . .	0	3 a	-	

Eierpaket Nr.	Provenienz	Mutter-♀ Farbe	gefangen	Eiablage	Anzahl der Jungen	Beleuchtung	Umgebung	Käfig: Material	Höhe cm	Länge cm	Breite cm	Nahrung	ausgeschlüpft und 1.
I.	Kawa	.	31./XII. 1903	vor 4./II. 1904	über 50	Tageslicht	Grüne Pflanzen	Glasterrarium	80	100	60	Blattläuse, später Fliegen, Mehlwürmer	16./IV.0
II.	Kawa α	.	.	vor 31./XII. 1903	etwa je 20	-	-	Zinkblech	10	15	10	-	20./IV.0
	β	.	.	.	-	.	Ohne Pflanzen	-	-	-	-	-	20./IV.0
	γ	.	.	.	-	durchfallend rot	Grüne Pflanzen	-	-	-	-	-	20./IV.0
	δ	.	.	.	-	- gelb	-	-	-	-	-	-	20./IV.0
	ε	.	.	.	-	- grün	-	-	-	-	-	-	20./IV.0
	ϑ	.	.	.	-	- blau	-	-	-	-	-	-	20./IV.0
	η	.	.	.	-	- violett	-	-	-	-	-	-	20./IV.0
	ζ	.	.	.	-	ganz finster	-	-	-	-	-	-	20./IV.0
III.	Duem	.	30./I. 1904	30./IV. 1904	3	Tageslicht, geschlüpft, (dann Eierpaket finster gestellt)	Ohne Pflanzen	Holz m. Draht	28	12	12	Rohrzucker, später Zweiflügler (ab 20./V. Fliegen)	30./IV.0
	α	.	.	.	1		.	.	.	.	.	.	2./V.04
					2	finster geschlüpft Tageslicht	.	.	.	.	.	.	4./V.04
	β	.	.	.	6 6	ganz finster - -	-	Zinkblech	12	20	12	-	6./V.04
	γ	.	.	.	7	- -	-	-	10	8	8	Ohne Nahrung	9.(-14.)/V. 1904
IV.	Kawa	grün	.	31./XII. 1903	21[1] 20	- -	-	-	26	20	14	Etiolierte Blattläuse	11./V.04
					20	- -	-	-	26	20	14	-	11./V.04
V.	Möris α	-	19./I. 1904	5./II. 1905	etwa 20	- -	Grüne Pflanzen	Holz m. Draht u. Glas	30	24	20	Blattläuse, später Fliegen, Würmer usw.	24./IV.0
	β	.	.	.	2	finster geschlüpft, ab 4./VI. reflektiert. L. rot	Pflanzen (mit abgeschnittenen Blättern)	Holz m. Draht u. Organtin	50	30	20	-	24./IV.0
	γ	.	.	.	2	- braun	-	-	-	-	-	-	-
	δ	.	.	.	2	- orange	-	-	-	-	-	-	-
	ε	.	.	.	2	- gelb	-	-	-	-	-	-	-
	ϑ	.	.	.	2	- grün	-	-	-	-	-	-	-
	η	.	.	.	2	- blau	-	-	-	-	-	-	-
	ζ	.	.	.	2	- violett	-	-	-	-	-	-	-
	ι	.	.	.	2	- weiß	-	-	-	-	-	-	-
	κ	.	.	.	2	- grau	-	-	-	-	-	-	-
	λ	.	.	.	2	- schwarz	-	-	-	-	-	-	-

[1]) Zu Regenerationsversuchen von I. Werber verwendet, in mit Moos ausgebetteten Käfigen v…

Beobachteter Beginn der Häutungen										Erstes Imago Datum (Farbe)	Letztes Exemplar gestorben
2.	3	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.		
25./IV.	11./V.	3./VI.	19./VI.	23./VI.	26./VII.	12./VIII.	11./IX.	=		11./IX. (grün)	21.VI. 05
1./VI.	θ	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1./VI. 04
θ	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4./V. 04
27./V.	θ	.	.	.	.	.	.	.	.	.	27./V. 04
θ	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2./V. 04
θ	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	21./V. 04
6./V.	27./V.	2./VII.	3./IX.	30./IX.	27./X.	25./XI.	22./XII.	17./I. 1905	7./III.	=7./III. (braun)	18./V. 05
6./V.	1./VI.	26./VII.	θ	.	.	.	.	.	.	.	15./VII. 04
6./V.	1./VI.	θ	.	.	.	.	.	.	.	.	22./VI. 04
3./VI.	21./VI.	6./VII.	1./VIII.	6./VIII.	18./VIII.	15./IX.	30./X.	=		30./X. (grünl.-braun)	22./I. 05
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
14./VI.	2./VII.	15./VII.	5./VIII.	18./VIII.	15./IX.	18./II. 1905	24./IV.	30./V.	.	ohne weitere Htg. (grün)	6./I. 06
θ	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	25./V. 04
θ	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	6./VI. 04
θ	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	13./VI. 04
27./V.	22./VI.	4./VIII.	21./VIII.	14./IX.	3./XI.	28./I. 1905	12./III.	22./IV.	.	θ	28./V. 05
27./V.	27./VI.	θ	.	.	.	.	.	.	.	.	15./VII. 04
-	11./VI.	θ	.	.	.	.	.	.	.	.	15./VII. 04
-	27./VI.	24./VIII.	θ	.	.	.	.	.	.	.	3./IX. 04 (kons.)
-	11./VI.	8./IX.	θ	.	.	.	.	.	.	.	9./IX. 04 (gesteckt)
-	27./VI.	31./VIII.	θ	.	.	.	.	.	.	.	3./IX. 04 (kons.)
-	11./VI.	21./VIII.	θ	.	.	.	.	.	.	.	9./IX. 04 (gesteckt)
-	15./VII.	21./VIII.	θ	.	.	.	.	.	.	.	31./IX. 04 (kons.)
-	27./VI.	θ	.	.	.	.	.	.	.	.	15./VII. 04 (vor)
-	11./VI.	θ	.	.	.	.	.	.	.	.	15./VII. 04
-	θ	.	.	.	.	.	.	.	.	.	15./VII. 04

Holz und Draht- oder Organtingeflecht untergebracht; Nahrung: Blattläuse.

Tabelle 2.

Eierpaket Nr.	Anzahl der Verwendeten	Beobachter	Katalog-Nr. des Versuches	Häutung	Zeit der Operation 1901	Operiertes Bein	Seite	Glied	Art der Operation	Nach 2.	3.	4.
IV.	7	W.	1	nach 1.	16./V.	1.	r.	Coxa	$^1/_2$ Scherenschnitt	11./VI. R.	.	.
-	-	-	2	-	-	2.	-	.	Autotomie	-	.	.
-	-	-	3	-	-	3.	-	.	-	-	.	.
I.	7	-	4	2.	30./IV.	1.	-	Coxa	$^1/_2$ Scherenschnitt	.	30./V. R.	.
		-	4a	-	-	-	-	-	-	.	1./VI. R.	.
-	-	-	5	-	-	2.	-	.	Autotomie	.	27./V. R.	.
-	-	-	6	-	-	3.	-	.	-	.	.	.
-	5	-	7	3.	6./VI.	1.	-	Femur	$^1/_2$ Scherenschnitt	.	.	.
-	-	-	8	-	21./V.	-	-	Coxa	-	.	.	19./VI. R.
-	-	-	9	-	-	2.	-	.	Autotomie	.	.	-
-	7	-	10	-	-	3.	-	.	-	.	.	11./VI. R.
V.	1	P.	11	2.	27./VI.	2.	-	Coxa	proximal Autot.-St. amp.	.	.	.
-	-	-	12	-	2./VII.	3.	-	-	-	.	15./VII. 0	21./VIII. R.
-	2	-	13	3.	2./VII.	1.	-	Femur	$^1/_2$ Scherenschnitt	.	.	.
-	1	-	14	-	-	2.	-	Coxa	proximal Autot.-St. amp.	.	.	24./VIII. R.
-	-	-	15	-	-	-	-	-	-	.	.	8./IX. R.
-	-	-	16	-	-	3.	-	.	Autotomie	.	.	31./VIII. R.
-	2	-	17	-	-	-	-	.	-	.	.	31./VII. R.
-	1	-	18	-	27./V.	2.	-	Coxa	proximal Autot.-St. amp.	.	.	.
-	-	-	19	-	-	3.	-	.	-	.	.	.
-	-	-	20	-	-	-	-	.	-	.	.	.
-	-	-	21 A	5.	7./IX.	1.	-	Coxa	$^1/_2$ Scherenschnitt	.	.	.
II.	-	-	22 C	-	-	-	-	-	-	.	.	.
I.	-	-	23 F	6.	9./IX.	-	-	Femur	-	.	.	.
III.	-	-	24 B	-	7./IX.	-	-	Coxa	-	.	.	.
I.	-	-	25 D	-	-	-	-	-	-	.	.	.
-	-	-	26 E	-	17./VIII.	2.	l.	.	Autotomie	.	.	.
				7.	7./IX.	1.	r.	Coxa	$^1/_2$ Scherenschnitt	.	.	.
-	-	-	27 G	8.	9./IX.	-	-	-	-	.	.	.
III α.	-	-	28 F	-	17./IX.	2.	-	-	-	.	.	.

(Regeneration.)

Häutung Nr. [R bedeutet Regenerat, 0 - kein -]							Imago	Tod
5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.		
.	.	.	.	.	.	.	.	kons. 11./VI.
.	.	.	.	.	.	.	.	-
.	.	.	.	.	.	.	.	-
.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	(P. kons. 8./VIII.)
.	.	.	.	.	.	.	.	weiter s. Versuch 23.
.	.	.	.	.	.	.	.	vor 4. Häutung (15./VII.)
.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	weiter s. Versuch 10.
.	.	.	.	.	.	.	.	ohne Häut. 15./VII.
.	.	.	.	.	.	.	.	kons. 3./IX.
.	.	.	.	.	.	.	.	ohne Häut. 15./VII.
.	.	.	.	.	.	.	.	kons. 3./IX.
.	.	.	.	.	.	.	.	gesteckt 9./IX.
.	.	.	.	.	.	.	.	kons. 3./IX.
21./VIII. R.	.	.	.	.	.	.	.	gesteckt 9./IX
.	.	.	.	.	.	.	.	ohne Häut. 15./VII.
.	.	.	.	.	.	.	.	-
.	.	.	.	.	.	.	.	-
21./VIII.	14./IX. 0	3./XI. 0	28./I. R.	12./III. R.	22./IV. R.	.	.	vor Im. H. 28./V.
3./IX.	30./IX. 0	27./X. 0	25./XI. 0	22./XII. R.	17./I. R.	7./III. R.	= Imago	18./V.
.	.	25./X. 0	1./I. R.	28./II. R.	11./IV. R.	.	-	21./VI.
.	.	18./IX. 0	18./II. R.	24./IV. R.	30./V. R.	ohne weitere Häutung 6./I. 06		
.	28./VIII.	21./X. 0	2./XII. 0	20./I. R.	12./III.	=	Imago	31./V.
.	.	vor 3./IX. R.	.	.	.	.	.	.
.	.	-	26./XI. 0	21./II. 0	.	=	Imago	12./V.
.	.	.	.	.	.	.	.	vor Häutg.
.	.	.	.	30./XII. 0	.	=	Imago	22./I.

Tabelle 3a.

Eierpaket Nr.	Geschlecht	Katalog-Nr. des Versuchsexemplars	Maße vor den Häutungen (Kolonne mit h. Maße der abgestreiften Häute.)		1. 1h.	2. 2h.	3. 3h.	4. 4h.	5. 5h.	6. 6h.	7. 7h.	8. 8h.	9. 9h.	10. 10h.	11. 11h.	Imago	Dauer der Verwandlung in Tagen u. Wachstumsgeschwindigkeiten[3]	Todestag, Lebensdauer
I.	♂	0 (Kontrolltier)	Datum der Häutung:		16./IV.	25./IV.	11./V.	3./VI.	19./VI.	15./VII.	26./VII.	15./VIII.	11./IX.	.	.	= -	148 .	15./IX. 1905
			Totallänge etwa mm:		? ?	7 8	10½ 9	13 11	16 15	18½ 19	25½ 24	28½ 36	42 43	.	.	52+16[1]	0,304	152
			Länge des Halsschildes mm:		.	3 3½	4½	5½	6½	7½	8½ 8	11 10½	13½ 12	.	.	15½	0,085	.
			1. (Vorder- oder Fang-)Bein rechts	Coxa	.	.	.	.	.	.	?	.	.	.	.	11	.	.
				Femur	.	3	.	.	.	.	5½	8	10	.	.	14	0,074	.
				Tibia	.	1½	.	.	.	.	5	6	6½	.	.	8	0,044	.
				Tarsus	.	.	.	.	.	.	6	8	10	.	.	12	.	.
				- Glied 1	.	.	.	.	.	.	3	4	5	.	.	6	.	.
				- - 2	.	.	.	.	.	.	}	}	1½	.	.	2—	.	.
				- - 3	.	.	.	.	.	.	} 3	} 4	1	.	.	1+	.	.
				- - 4	.	.	.	.	.	.	}	}	1	.	.	1+	.	.
				- - 5	.	.	.	.	.	.	}	}	1½	.	.	2—	.	.
			1. (Vorder- oder Fang-)Bein links	Coxa	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	11	.	.
				Femur	.	3	.	.	.	.	5½	8	10	.	.	14	0,074	.
				Tibia	.	1½	.	.	.	.	5	6	6½	.	.	8	0,045	.
				Tarsus	.	.	.	.	.	.	6	8	10	.	.	10[2]	.	.
				- Glied 1	.	.	.	.	.	.	3	4	5	.	.	6	.	.
				- - 2	.	.	.	.	.	.	}	}	1½	.	.	}	.	.
				- - 3	.	.	.	.	.	.	} 3	} 4	1	.	.	} 4[2]	.	.
				- - 4	.	.	.	.	.	.	}	}	1	.	.	}	.	.
				- - 5	.	.	.	.	.	.	}	}	1½	.	.	}	.	.
			Färbung im allg.		.	braun	grün	grün	grün	grün	braun	grün	grün	.	.	grün	.	.
			Abbildung Fig.		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	.	.	10.	.	.

[1]) Flügelüberhang. [2]) Nicht gut ausgehäutet. [3]) Quotient aus der Differenz der Endlänge (Kolonne Imago) minus der Anfangslänge (Kolonne »2«) div. durch die Verwandlungszeit.

Tabelle 3b.

Eierpaket	Geschlecht	Katalog-Nr.	Maße vor den Häutungen (Kolonne mit h. Maße der abgestreiften Häute)	1. 1h.	2. 2h.	3. 3h.	4. 4h.	5. 5h.	6. 6h.	7. 7h.	8. 8h.	9. 9h.	10. 10h.	11. 11h.	Imago	Dauer der Verwandlung u. Wachst.	Todestag Lebensdauer
			Datum der Häutung:	24./IV.	.	.	.	21./VIII.	14./IX.	3./XI.	28./I.	12./III.	20./IV.	.	.	.	28./V. 1905
V. α.	♀	21	Totallänge etwa mm:	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	(vor Im. Htg. †)	[361][2])	399
			Länge des Halsschildes mm:	.	.	.	.	.	6+	8½—	11	12	—[1])	18½	.	0,043	.
			1. (Vorder- oder Fang-)Bein, rechts: Coxa (½ amput. 7./IX.):	.	.	.	.	.	(3+) —	—	—	—	.	7	.	.	.
			Femur	.	.	.	.	.	6 0	0	0	2	.	3	.	0,037[3])	.
			Tibia	.	.	.	.	.	3½ 0	0	0	2	.	2½	.	0,030[3])	.
			Tarsus	.	.	.	.	.	4½+ 0	0	0	2½+	.	2?	.	.	.
			- Glied 1	.	.	.	.	.	2½	.	.	1½—	.	1. etwas länger als die übrigen	.	.	.
			- - 2	.	.	.	.	.	2+ (Glied 2–5)	.	.	1+ (Glied 2–5)	.		.	.	.
			- - 3	.	.	.	.	.		.	.		.		.	.	.
			- - 4	.	.	.	.	.		.	.		.		.	.	.
			- - 5	.	.	.	.	.		.	.		.		.	.	.
			links: Coxa	.	.	.	.	.	—	—	—	—	.	12½	.	.	.
			Femur	.	.	.	.	.	5½—	6½—	7½	9	.	15½	.	0,035	.
			Tibia	.	.	.	.	.	3½	4½	5	6	.	9	.	0,021	.
			Tarsus	.	.	.	.	.	4½	6½	7½	9½	.	.	.	.	.
			- Glied 1	.	.	.	.	.	2½	3½	4	5	.	6	.	.	.
			- - 2	.	.	.	.	.	2 (Glied 2–5)	1½	2	2	.	2½	.	.	.
			- - 3	.	.	.	.	.		1½ (Glied 3–5)	1½ (Glied 3–5)	1	.	2	.	.	.
			- - 4	.	.	.	.	.				1½	.	2+	.	.	.
			- - 5	.	.	.	.	.				0	.	?[1])	.	.	.
			Färbung im allg.:	braun	braun, dann grün		grau-grün	grau-grün	.	grün	grau u. rosa	blau-grün	.	fleischfarben, bräunl. gesprenkelt			
			- des Regenerates:	.	.	.	.	.	.	.	.	grün	.	blaugrün	.	.	.
			Abbildung Fig.	.	.	.	.	.	.	.	.	11.	12.	13.	.	.	.

[1]) Häutung verunglückt, stückweise abgerissen. [2]) Bis zur zehnten Häutung; die Daten dieser f. d. Geschw. ber. genommen.

[3]) Reg. geschw.: Regeneratgröße div. durch Differenz aus Verwandlungsdauer (in Tagen) minus Alter am Beginn jener Häutungsperiode, an deren Ende das Regenerat zuerst sichtbar wurde. Da in diesem speziellen Falle die Imagohäutung nicht erreicht wurde, ist die zehnte Häutung als Datumsabschluß genommen: die Zahlen entbehren auch daher der Regelmäßigkeit der folgenden Fälle.

Tabelle 3c.

Eierpaket	Geschlecht	Katalog-Nr.	Maße vor den Häutungen (Kolonne mit h. Maße der abgestreiften Häute.)	1. 1h.	2. 2h.	3. 3h.	4. 4h.	5. 5h.	6. 6h.	7. 7h.	8. 8h.	9. 9h.	10. 10h.	11. 11h.	Imago	Dauer der Verwandlung u. Wachst.	Todestag Lebensdauer
			Datum der Häutung:	20./IV.	.	.	.	3./IX.	30./IX.	27./X.	25./XI.	22./XII.	17./I.	7./III.	.	.	18./V. 1905
II. 9.	♀	22	Totallänge etwa mm:	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	321	393
			Länge des Halsschildes mm:	.	.	.	.	.	7	$9^1/_2$	$11^1/_2$	?	$14^1/_2$	?	23	0,062	.
			1. (Vorder- oder Fang-)Bein, rechts: Coxa ($^1/_2$ amput. 7./IX.)	.	.	.	.	.	(4) —	—	—	(Häutg.	—	(un-	8	0,120	.
			Femur	.	.	.	.	.	6 0	0	0	nicht er-	0	vollst.	9	0,040	.
			Tibia	.	.	.	.	.	$3^1/_2$ 0	0	0	halten)	0	gehäut.,	3	.	.
			Tarsus	.	.	.	.	.	$4^1/_2$— 0	0	0	.	0	nicht er-	$5^1/_2$?	.	.
			- Glied 1	.	.	.	.	.	$2^1/_2$	.	.	.	.	halten)	3	.	.
			- - 2	.	.	.	.	.	} 2	.	.	.	.	.	} abgebrochen Maß nach Zeichnung $2^1/_2$	.	.
			- - 3	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.		.	.
			- - 4	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.		.	.
			- - 5	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.
			links: Coxa	.	.	.	.	.	—	—	—	.	—	.	16	.	.
			Femur	.	.	.	.	.	6	7	9	-	15	.	19	0,059	.
			Tibia	.	.	.	.	.	$3^1/_2$	5	$5^1/_2$	-	$8^1/_2$	.	10	0,027	.
			Tarsus	.	.	.	.	.	$4^1/_2$	$6^1/_2$	4	-	etwa 12	.	.	.	.
			- - 1	.	.	.	.	.	$2^1/_2$	$3^1/_2$	8	-	$6^1/_2$	.	8	.	.
			- - 2	.	.	.	.	.	} 2	} 3	} $3^1/_2$	.	2—	.	2	.	.
			- - 3	.	.	.	.	.				.	$1^1/_2$—	.	} desgl. abgebrochen 5	.	.
			- - 4	.	.	.	.	.				.	1—	.		.	.
			- - 5	.	.	.	.	.				.	$1^1/_2$—	.		.	.
			Färbung im allg.:	.	.	.	.	grün	lauchgrün	do.	blaugrün	.	blaugrün	blaugrün;	21./I. gelbbraun, 7./III. sienabraun		
			- des Regenerates:	.	.	.	.	.	.	.	.	.	gelbgrün	hellgrün	.	-	
			Abbildung Fig.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	14.	15.	16.	.	.

Tabelle 3d.

Eierpaket	Geschlecht	Katalog-Nr.		Maße vor den Häutungen (Kolonne mit h. Maße der abgestreiften Häute.) 1. 1h.	2. 2h.	3. 3h.	4. 4h.	5. 5h.	6. 6h.	7. 7h.	8. 8h.	9. 9h.	10. 10h.	11. 11h.	Imago	Dauer der Verwandlung u. Wachst.	Todestag Lebensdauer
I. [w.]	♂	23	Datum der Häutung:	16./IV.	.	.	.	.	.	25./X.	1./I.	28./II.	11./IV.	.	.	.	21./VI. 1905
			Totallänge etwa mm:	.	.	.	.	.	.	(Häutungen nicht erhalten)	.	.	.	.	.	359	430
			Länge des Halsschildes mm:	.	.	.	.	.	.		8½	9½	13	.	15	0,034	.
			1. (Vorder- oder Fang-)Bein, rechts: Coxa	.	.	.	.	.	.		—	—	—	.	10½	.	.
			Femur (½ amput. 9./XI.)	.	.	.	.	.	.		(4) 0	3	5	.	10	0,040[1]	.
			Tibia	.	.	.	.	.	.		3½ 0	3	4½	.	6	0,036[2]	.
			Tarsus	.	.	.	.	.	.		5½ 0	4	5½	.	—	.	.
			- Glied 1	.	.	.	.	.	.		2½	2	3	.	5	.	.
			- - 2	.	.	.	.	.	.		3 z. ungef. gleich. Teilen	2 z. ung. gl. Teil.	2½ z. ann. gl. Teil.	.	abgebrochen	.	.
			- - 3	.	.	.	.	.	.					.		.	.
			- - 4	.	.	.	.	.	.					.		.	.
			- - 5	.	.	.	.	.	.	.		0	0	.	0	.	.
			links: Coxa	.	.	.	.	.	.	.	—	—	—	.	10½	.	.
			Femur	.	.	.	.	.	.	.	5½	8	10	.	13½	0,029	.
			Tibia	.	.	.	.	.	.	.	4½	5	6½	.	6½	0,014	.
			Tarsus	.	.	.	.	.	.	.	8½—	10—	11—	.	abgebrochen	.	.
			- Glied 1	.	.	.	.	.	.	.	3½—	3½	4½	.		.	.
			- - 2	.	.	.	.	.	.	.	1½	2—	2	.		.	.
			- - 3	.	.	.	.	.	.	.	1	1½	1½	.		.	.
			- - 4	.	.	.	.	.	.	.	1	1½	1½—	.		.	.
			- - 5	.	.	.	.	.	.	.	1½	1½	1½	.		.	.
			Färbung im allg.:	.	braun	braun, dann grün		.	ab 3./IX. braun, 19./X. grünl., 2./XI. grün				hell-braun	.	hellbraun ohne grün	20./V. m. grünen Flügeln und Augen	
			- des Regenerates:	.	.	.	.	.	.	.	.	brl.-grün	gelbl.-grünl.	.	-		.
			Abbildung Fig.	.	.	.	.	.	.	.	.	17.	18.	.	19.	.	.

[1]) Reg. geschw., Diff. d. Endgröße d. Regenerates minus d. stehengebliebenen Anfangsgröße d. Glieder (4/2 = 2 mm) div. d. Reg.-Dauer (213 T.).

[2]) Reg. geschw., zu bestimmen, wie in den vorhergehenden Fällen, da kein Teil d. Tibia gleich bei 1. Htg. zutage getreten.

Tabelle 3e.

Eierpaket	Geschlecht	Katalog-Nr.		Maße vor den Häutungen (Kolonne mit h. Maße der abgestreiften Häute.) 1. 1h.	2. 2h.	3. 3h.	4. 4h.	5. 5h.	6. 6h.	7.	7h.	8.	8h.	9.	9h.	10.	10h.	11.	11h.	Imago	Dauer der Verwandl. u. Wachst.	Todestag Maße
			Datum der Häutung:	6./V.	.	.	.	.	.	18./IX.		18./II.		(Maß n. Abb.) 24./IV.		(Maß n. Abb.) 30./V.		(Maß n. Abb.) .		Imago ohne weitere Häutung	.	. 6./I. 06 (weißlich-grün)
III. (♂.)		24	Totallänge etwa mm:	.	.	.	.	.	.	.		.		.		.		.				
			Länge des Halsschnittes mm:	.	.	.	.	.	.		7		8½		9½		10½	15½		.	.	15½
			1. (Vorder- oder Fang-)Bein, rechts: Coxa (½ amput. 7./IX.)	.	.	.	.	.	.	3½	—		.	5		5½		7½		.	.	7½
			Femur	.	.	.	.	.	.	6	0		.	2½		4		5½		.	.	—
			Tibia	.	.	.	.	.	.	4	0		.	1½		2		3		.	.	
			Tarsus	.	.	.	.	.	.	6	0		.	⅓	—	1	—	1½+		.	.	zw. 30./V. u. 5./IX. Tarsus wieder verloren und nicht mehr erneuert
			- Glied 1	.	.	.	.	.	.	3			.	Glieder nicht ausgebildet		Glieder nicht ausgebildet		ungef. gleich groß		.	.	
			- - 2	.	.	.	.	.	.	3 (Glied 2–5)			.							.	.	
			- - 3	.	.	.	.	.	.				.							.	.	
			- - 4	.	.	.	.	.	.				.					?		.	.	
			- - 5	.	.	.	.	.	.				.					0		.	.	
			links: Coxa	.	.	.	.	.	.		—		—	9½	—	9	—	11½		.	.	11½
			Femur	.	.	.	.	.	.		6		6½	9½(?)	8	12½(?)	9	17—(?)		.	.	17
			Tibia	.	.	.	.	.	.		4		5	5	5	5½	6	7—		.	.	7
			Tarsus	.	.	.	.	.	.		6		6½		7	8+	8—	8		.	.	8
			- Glied 1	.	.	.	.	.	.		3		3½	3½	3½	4+	3½	4		.	.	4
			- - 2	.	.	.	.	.	.		3 (Glied 2–5)		3 (Glied 2–5)	3 (Glied 2–5)	3½ (Glied 2–5)	4 (Glied 2–5)	1+	4 (Glied 2–5)		.	.	4 (Glied 2–5)
			- - 3	.	.	.	.	.	.								1			.	.	
			- - 4	.	.	.	.	.	.								1			.	.	
			- - 5	.	.	.	.	.	.								1+			.	.	
			Färbung im allg.:	braun, ab 24./V. Stirn grünl., 8./VI. grün, 2./VII. bläul.-grün, 7./IX. gelbgrün										oliv		bläul.-grün		do.		.	.	.
			- des Regenerates:	.	.	.	.	.	.	.		.		gelbl.-grün		-		-		.	.	.
			Abbildung Fig.	.	.	.	.	.	.	.		.		20.		21.		22 [u.23]		.	.	24

Tabelle 3f.

Eierpaket	Geschlecht	Katalog-Nr.		Maße vor den Häutungen (Kolonne mit h. Maße der abgestreiften Häute.)												Dauer der Verwand-lung u. Wachst.	Todestag Lebens-dauer
				1. 1h.	2. 2h.	3. 3h.	4. 4h.	5. 5h.	6. 6h.	7. 7h.	8. 8h.	9. 9h.	10. 10h.	11. 11h.	Imago	.	31./V. 1905
			Datum der Häutung:	16./IV.	.	.	.	.	28./VIII.	21./X.	2./XII.	20./I.	12./III.	.	.	.	
I.	♂	25	Totallänge etwa mm:	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	320	400
			Länge des Halsschildes mm:	.	.	.	.	.	.	8	9½	10½	14½ 13½	.	17	0,044	.
			1. (Vorder- oder Fang-)Bein, rechts: Coxa (½ amput. 7./IX.)		.	.	.	.	.	(4) —	—	—	6½ (Beg. nicht meßbar)	.	8	.	.
			Femur	.	.	.	.	.	.	7½ 0	0	0	4	.	4	0,078	.
			Tibia	.	.	.	.	.	.	4 0	0	0	2	.	2	0,039	.
			Tarsus	.	.	.	.	.	.	3 0	0	0	1—	.	1—	.	.
			- Glied 1	.	.	.	.	.	.		.	.	Glieder noch nicht ausgebildet.	.	zwei Glieder	.	.
			- - 2	.	.	.	.	.	.		.	.		.		.	.
			- - 3	.	.	.	.	.	.	3	.	.		.	0	.	.
			- - 4	.	.	.	.	.	.		.	.		.	0	.	.
			- - 5	.	.	.	.	.	.		.	.		.	0	.	.
			links: Coxa	.	.	.	.	.	.	—	—	—	14 —	.	11	.	.
			Femur	.	.	.	.	.	.	6	7½	8	14 10½	.	15	0,038	.
			Tibia	.	.	.	.	.	.	3½	5	5½	10 7	.	8	0,020	.
			Tarsus	.	.	.	.	.	.	6+	8	10+	10½ 13+	.	15—	.	.
			- Glied 1	.	.	.	.	.	.	3	4—	4½	4 5½	.	6	.	.
			- - 2	.	.	.	.	.	.			2—	2+	.	2½	.	.
			- - 3	.	.	.	.	.	.	3+	4+	1+	6½ 2—	.	2	.	.
			- - 4	.	.	.	.	.	.			1+	2—	.	2	.	.
			- - 5	.	.	.	.	.	.			1½	2	.	2+	.	.
			Färbung im allg.:	.	braun, dann grün; später blaugrün, ab 10./I. gelb und grau, 20./I. grünl.-gelb und bräunl., ab 11./III. Flügeldecken grün												
			- des Regenerates:	.	.	.	.	.	.	.	.	.	gelb und grau	.	grünl.-gelb u. bräunl.		
			Abbildung Fig.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	25.	.	26.	.	.

Tabelle 3g.

Eierpaket	Geschlecht	Katalog-Nr.	Maße vor den Häutungen (Kolonne mit h. Maße der abgestreiften Häute.)	1. 1h.	2. 2h.	3. 3h.	4. 4h.	5. 5h.	6. 6h.	7. 7h.	8. 8h.	9. 9h.	10. 10h.	11. 11h.	Imago	Dauer der Verwandlung u. Wachst.	Todestag Lebensdauer
			Datum der Häutung:	16. IV. 1904	.	.	.	.	.	.	26./XI.	21./II.	.	.	.	.	12./V. 1905
I.	♂	26	Totallänge etwa mm:	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	311	361
			Länge des Halsschildes mm:	.	.	.	.	.	.	.	13	14½	.	.	16½	0,044	.
			1. (Vorder- oder Fang-)Bein rechts Coxa (½ amput. 7./IX.)		.	.	.	.	.	.	(5½) —	—	.	.	6½	.	.
			rechts Femur	.	.	.	.	.	.	.	11¹⁾ 0	0	.	.	0	—	.
			rechts Tibia	.	.	.	.	.	.	.	6 0	0	.	.	0	—	.
			rechts Tarsus	.	.	.	.	.	.	.	4 0	0	.	.	0	.	.
			rechts - Glied 1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
			rechts - - 2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
			rechts - - 3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
			rechts - - 4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
			rechts - - 5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
			links Coxa	.	.	.	.	.	.	.	—	—	.	.	12	.	.
			links Femur	.	.	.	.	.	.	.	9¹⁾	10¹⁾	.	.	14½	0,037	.
			links Tibia	.	.	.	.	.	.	.	6	7	.	.	8	0,021	.
			links Tarsus	.	.	.	.	.	.	.	8	11	.	.	12½	.	.
			links - Glied 1	.	.	.	.	.	.	.	4	5	.	.	6	.	.
			links - - 2	.	.	.	.	.	.	.	2—	2	.	.	2	.	.
			links - - 3	.	.	.	.	.	.	.	2—	2½	.	.	2	.	.
			links - - 4	.	.	.	.	.	.	.	1—	1	.	.	2½ (4–5)	.	.
			links - - 5	.	.	.	.	.	.	.	1½—	1½	.	.		.	.
			Färbung im allg.:	.	braun, dann grün		.	.	.	21./XI. noch schön grün; brl. oliv; ab 22.XII. hell-rostbraun, do. Flügel grünl.; 12./V. vorherrsch. hellgrün							
			- des Regenerates:	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
			Abbildung Fig.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	27.	.	.

¹⁾ Femur der Häutung an der Basis zurückgezogen, daher zu klein gemessen.

Kristall-Analogien zur Entwicklungsmechanik der Organismen.

Von

Hans Przibram.

(Aus der Biologischen Versuchsanstalt in Wien.)

Eingegangen am 24. Mai 1906.

Inhaltsübersicht.

I. Einleitung.

Die Beziehungen zwischen Kristallen und Organismen sind mannigfaltige. Viele Bestandteile der lebenden Körper sind aus kristallisationsfähigen Stoffen gebildet und manchmal sind echte Kristalle im Tier- oder Pflanzenkörper eingelagert. Selbst die echten Eiweißsubstanzen sind, wie wir nach den Untersuchungen von Hofmeister und seinen Schülern wissen, unter bestimmten Bedingungen zum Kristallisieren zu bringen. Alle diese Beziehungen kommen für die Analogien zwischen Kristallen und Organismen nicht in Betracht. Als solche können nur Erscheinungen aufgefaßt werden, die eine bei der Kristallisation und bei der organischen Formbildung ähnliche Regelmäßigkeit aufweisen.

Obzwar mir das Bestehen weitgehender Analogien bereits seit einigen Jahren klar geworden war[1]), so habe ich mit der Veröffent-

[1]) Die erste Anregung zur weiteren Verfolgung der Analogie verdanke ich der ersten Untersuchung von Rauber über Kristallregeneration; freilich sah ich mich bald genötigt, andre Wege als die von Rauber betretenen einzuschlagen.

lichung dieser Ausführungen doch warten wollen, bis mir experimentelle Beweise zur Verfügung standen. Die Versuche wurden als nackte Tatsachen in der Zeitschrift für Kristallographie (1904) publiziert. Die daselbst versprochene Vergleichung der Restitutionsvorgänge bei Kristallen und Organismen soll als Ausgangspunkt für die Darstellung der Analogien überhaupt dienen. Es ist mir ein angenehmes Bewußtsein, daß ich hierbei der Zustimmung einer Reihe von namhaften Forschern sicher bin, die wie Roux und Goebel aus meinen Versuchen bereits Schlußfolgerungen abgeleitet haben.

Die zahlreichen weiteren Vergleichspunkte zwischen Kristallen und Organismen (Wachstum, Symmetrieverhältnisse, Bewegung, Selbstteilung usw.) werden die weitere Fortführung der vergleichenden Untersuchung bilden und hierbei werde ich vornehmlich auf die grundlegenden Beobachtungen von O. v. Schroen (Neapel) und O. Lehmann (Karlsruhe) einzugehen haben, welchen beiden ich für liebenswürdige Aufnahme gelegentlich eines Besuches in diesen Städten und für Zusendung ihrer Publikationen zu großem Danke verpflichtet bin. Bedauerlicherweise hat sich v. Schroen bisher zu einer pragmatischen Veröffentlichung seiner außerordentlich wichtigen und eingehenden Untersuchungen über das Wachstum der Kristalle nicht entschließen können; so sind die in die Öffentlichkeit gedrungenen Mitteilungen nur geeignet gewesen, eine falsche Vorstellung von seinen Arbeiten zu erwecken. Niemand, der sich für die Grenzgebiete der naturwissenschaftlichen Diszpiplinen interessiert, sollte es bei einem Aufenthalte in Neapel versäumen, sich von Schroen die Entwicklungsstadien der Kristalle vorführen zu lassen.

Völlig unabhängig von Schroen ist der bekannte Molekularphysiker O. Lehmann infolge seiner Beschäftigung mit fließenden und flüssigen Kristallen zu Ergebnissen gelangt, die in manchen Punkten die Beobachtungen von Schroen bestätigen (anscheinend spontane Beweglichkeit, Selbstteilung mancher Kristalle). In allerjüngster Zeit versandte O. Lehmann ein lithographiertes Circular mit einer Aufforderung zur Mitarbeit an den von ihm angeregten Problemen, welches schließt: »Ob die bei den scheinbar lebenden Kristallen beobachteten eigentümlichen Vorgänge nicht nur äußerlich den entsprechenden Vorgängen bei niedrigsten Lebewesen ähnlich sind, sondern auf wirklicher Verwandtschaft der dabei tätigen physikalischen Kräfte beruhen, wird der Physiologe und Biologe zu entscheiden haben. Das Interesse des Physikers wird hauptsächlich dadurch gefesselt, daß eine Ableitung jener Vorgänge aus bisher

Bekanntem unmöglich erscheint. Vereinten Kräften dürfte wohl gelingen, nach allen diesen Richtungen Klarheit zu schaffen.«

Meine Arbeit kommt also gewissermaßen als eine Antwort auf diese Aufforderung zurecht, obzwar der jetzt vorliegende erste Abschnitt des Themas bereits vor Erhalt des Circulars abgeschlossen war und zunächst vorwiegend andre Vergleichspunkte als die zuletzt von LEHMANN gemeinten behandelt.

II. Literaturverzeichnis.

ALBRECHT, E., Vorfragen der Biologie. Wiesbaden 1899. [S. 65, Anm.]

AMERIO, A., Über LEHMANNS flüssige Kristale. Il nuovo cimento 1901. 2. p. 281 (ref. Z. f. Krist. 37. 1903. S. 318).

ARCHIBALD, E. H. u. F. W. RICHARD, Philos. Magazine 1901. II. p. 488.

—— A study of growing cristals by instantaneous Photomicrographie. Amer. Chemical Journ. 1901. 26. p. 61.

AUERBACH, F., Kanon der Physik. Leipzig, Veit & Co., 1899.

BACHMETJEW, P., Biologische Analogien bei schwimmenden p-Nitrotoluolkügelchen. Jen. Zeitschr. 37. Bd. [N. F. 30] 1903. S. 522—543.

BARLOW, W., Report Brit. Assoc. 1891. p. 581 (Zusammenhang zw. Kristallform und Zusammensetzung, ref. Z. f. Kr. 1895. 24).

—— Geometr. Untersuchung über eine mechan. Ursache der Homogenität der Struktur u. d. Symmetrie usw. (übers. STARK) Z. f. Krist. 1898. 29. S. 433. [S. 547.]

BASTIAN, H., CHARLTON, The nature and origin of living matter. Lond. 1905. 344 pp.

BAUMHAUER, H., Über künstliche Kalkspath-Zwillinge nach — 1/2 R. Z. f. Krist. 1879. 3. S. 588—591. 2 Fig.

BAYER, H., Befruchtung und Geschlechtsbildung. Straßburg, Schlesier u. Schweikhardt, 1904. [S. 8.]

BECKE, Die Kristallform des Traubenzuckers usw. Miner. petrogr. Mitt. N. F. 10. Heft 4. S. 491. [Zit. PRENDEL, Z. f. Kr. 1891. 18. S. 454.]

BENEDIKT, M., Krystallisation und Morphogenesis. Wien, M. Perles, 1904. 68 Seiten, 22 Textfiguren.

BENTLEY, W. A., Photographs of Snow Cristals. U. S. Monthly Weather Review. (ref. Nature, Jan. 9, 1902. p. 234—236. Mit Figuren).

BERENT, ST., Üb. d. capillare Verhalten d. Flächen v. Steinsalz u. Sylvin gegen Mutterlaugen. Z. f. Krist. 1896. 26. S. 529.

BERNSTEIN, J., Berechnung des Durchmessers der Moleküle aus capillar-elektrischen Versuchen. WIEDEMANNS Annalen der Physik. Bd. 14. Heft 1. S. 172—176. 1904.

BEUDANT, Annales des mines. 1818. [Zit. HAUER, 60. II.]

BIEDERMANN, W., Über den Zustand des Kalkes im Crustaceenpanzer. Biol. Centralbl. XXI. S. 343—352. 1901.

BLUMENBACH, J. F., Institutiones physiologicae. Göttingen 1787.

—— Über den Bildungstrieb, Göttingen 1789. [Zit. DRIESCH, 05, S. 54.]

Bordage, E., Thèses prés. a la faculté d. Sciences d. Paris (Recherches s. l'Autotomie e. l. Régénération chez divers Arthropodes). Ser. A. No. 494. No. ordre 1207. 1905. [p. 429.]

Bose, Jagadis Chunder, Response in the Living and Nonliving. London, Longmans, Green a. Co., 1903.

Boveri, Th., Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena, Fischer, 1902. [S. 20.]

Brauns, R., Die optischen Anomalien der Krystalle. Leipzig, S. Hirzel. Preisschrift d. Jablonowskischen Ges. XXIX. Mit Tafeln. 1891 (ref. Natw. Rundsch. VII. 1892. Nr. 51. S. 646).

—— Chemische Mineralogie. Leipzig, Tauchnitz 1896.

Brazza, M. di, u. P. Pirenne, La vie dans les cristaux. Rev. Scientif. (5) 7. 1. 1904; p. 470 u. 518.

Brillouin, M., Tensions superficielles et formes crystallines. Ann. de chimie et physique. 1895. 6. p. 540.

Buffon, G. L. L., Histoire naturelle. Paris 1749. Bd. II., deutsche Übers. Berlin 1771. Teil 3. [Zit. n. Driesch. 1905. S. 38.]

Burke, M. A. Butler, On Radium a. Molecular Aggregation. Premier Congrès pour l'Etude d. la Radiologie etc. (Compt. rend.) Brüssel 1905.

—— The Origin of life. London, Chapman, 1906. 351 pp. illustr.

Bütschli, O., Untersuchungen über Mikrostrukturen des erstarrten Schwefels. Leipzig 1900. [p. 2.]

—— Mechanismus und Vitalismus. Leipzig, W. Engelmann, 1901. [Mit Literatur.]

Claus, C., Lehrbuch der Zoologie. Marburg, Elwert, 1891. (5. Aufl.) [S. 1.]

Curie, P., Sur la formation des cristaux et sur les constantes capillaires de leurs diverses faces. Bull. de la Soc. Mineral. France. T. 8. p. 145. 1885.

Davenport, Ch. B., Experimental Morphology. [Preface to Part II.] 1899.

Doelter, C., Physikalisch-chemische Mineralogie. Leipzig. Barth, 1905.

Dolbear, A. E., Life from a Physical standpoint. Biol. Lect. Woods Holl, Summer sess. 94. Boston, Ginn, 1895. p. 1—21. [p. 17.]

Donnan, F. G., D. Teorie d. Kapillarität u. kolloiden Lösungen. Z. f. physik. Chemie. 1903. 46. S. 197.

Driesch, H., Resultate und Probleme der Entwickelungsphysiologie der Tiere. Erg. Anat. u. Entwg. v. Merkel-Bonnett. VIII. 1898 (Wiesbaden, Bergmann, 1899). [Mit Literatur der früheren Arbeiten dess. Autors.]

—— Neue Antworten usw. XI. 1901 (1902). [Mit weiterer Literatur dess. Autors.]

—— Naturbegriffe und Naturteile. Leipzig, W. Engelmann, 1904.

—— Der Vitalismus, als Geschichte und als Lehre. Natur- u. kulturphilos. Bibliothek. III. Leipzig, Barth, 1905. [S. 3, 38, 40, 55, 58, 68, 87, 98, 108, 111, 230, 239.]

Du Bois-Reymond, E., Festrede. Sitzber. Ak. Wiss. Berlin. Bd. 32. 1894.

Duncker, G., Symmetrie und Asymmetrie bei bilateralen Tieren. Archiv f. Entwickl.-Mech. XVII. S. 533. 1904. [S. 534.]

Fedorow, E. v., Beobachtungen u. Versuche üb. Kristallogenese. Bull. de l'Acad. Imp. de St. Pétersbourg 1901. 15. p. 519 (ref. Z. f. Kr. 1904. 39. S. 603).

Fischel, A., Entwicklung und Organdifferenzierung. Arch. f. Entw.-Mech. XV. S. 679. 1903. [S. 746.]

Fock, A., Einleitung in die chemische Krystallographie. Leipzig 1888.

FOCK, A., Beiträge z. Kenntnis d. Beziehungen zw. Kristallform u. chem. Zusammensetzung. I. Z. f. Kr. 1892. 20. S. 76. — II. Ebenda S. 434.
—— Über die Löslichkeit v. Mischkristallen. Z. f. Kr. 1897. 28. S. 337.
FRANKENHEIM, M. L., Über die Verbindung verschiedenartiger Krystalle. POGGENDORFFS Annalen. 37. S. 516—522. 1836.
—— Die Lehre von der Cohäsion. Breslau, Schwarz, 1835. [S. 344 ff.]
—— POGGENDORFFS Ann. 111. 1860. [Zit. O. LEHMANN 1904.]
FRIEDMANN, H., Zur Physiologie der Vererbung. Biol. Centrbl. XXII. 15. Dez. 1902. Nr. 24. S. 773—778.
—— Über die Chromosomen als Träger der Vererbungssubstanz. Das. 778—780.
—— Die Konvergenz der Organismen. Berlin, Paetel 1904. [S. 223, 226, 234, 240].
GALLARDO, A., La Carioquinesis. Ann. Soc. Cont. Argentina vol. XLII. 1896. S. 1—32. [LABBÉ, Cytologie experim. Paris, Masson, 1898. p. 4.]
—— Interpretacion Dinamica de la division cellular. Buenos-Ayres 1902 [ref. M. Hartog, »Nature«. London, vol. 67. 1902. p. 42].
GARBOWSKI, T., Üb. d. Polarität d. Seeigeleies. Bull. Acad. Sciences, Krakau 1905, 9. Okt. S. 599. [S. 631.]
GARELLI, F., Üb. d. Einfluß d. chem. Konstitution organ. Stoffe auf ihre Fähigkeit feste Lösungen zu bilden. Z. f. physik. Chem. 1895. 18. S. 51 (ref. Z. f. Kr. 29. 1898. S. 174).
GAUBERT, P., Bull. soc. franç. Min. 1896. 19. p. 451 [ref. Z. f. Kr. 1898. 29. S. 683]. (Über künstl. Erzeugung v. Zwillingen d. Spinellgesetzes an den Kristallen d. Bleinitrates.)
—— Bull. soc. franç. Mineral. 1900. 23. p. 211, ref. Z. f. Kr. 1901. 35. S. 640. [Üb. d. künstl. Färbung d. Kristalle.]
—— Über die Anomalie von Krystallformen. Bull. soc. min. 27. 1904. p. 238—242 [ref. Beiblätter WIEDEM. Ann. 29. Heft 10. 1905. S. 501].
GLADSTONE, J. H., u. W. HIBBERT, Brit. Assoc. Rep. 1901. p. 604. (Übergangsformen zw. Colloïden u. Krystalloïden. Ref. Z. f. Kr. 1903. 37. S. 294).
GOEBEL, Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora 1905. Ergänzbd. Heft 2. [S. 387.]
GOLDSCHMIDT, V., Über Entwickelung d. Kristallformen. Z. f. Kr. 1897. 28. S. 1.
—— II. Das. S. 414.
GONNARD, F., Umhüllungspseudomorphen aus d. Depart. Puy-de-Dôme. Compt. rend. Ac. France. 1887. 105. p. 1267. — Bull. d. l. Soc. Min. Fr. 1888. 11. p. 31.
GROTH, P., Physikalische Krystallographie. Leipzig, Engelmann, 1895. (3. Aufl.)
GURWITSCH, A., Morphologie und Biologie der Zelle. Jena, Fischer, 1904. [S. 316, 317, 318, 330, 332.]
HAACKE, W., Gestaltung und Vererbung. Leipzig, Weigl, 1893. [S. 249.]
—— Grundriß der Entwicklungsmechanik. Leipzig, Georgi, 1897. [S. 284, 298, 305.]
HAECKEL, E., Generelle Morphologie der Organismen. Bd. 1. 1866.
—— Schöpfungsgeschichte.
—— Die Welträtsel. Bonn, Strauß, 1899. [S. 130.]
—— Lebenswunder. 1904. [Kap. 1—2.]
HANDL, A., Über den Zustand gesättigter und übersättigter Lösungen. Sitzber. Wr. Akad. 66. II. S. 136—142. 1872.
HARTING, Recherches de Morphologie synthétique sur la Production artificielle de quelques Formations calcaires organiques. Verh. kon. Akademie van Wetenschappen, Amsterdam, 13, I. 1873.

Hatschek, B., Lehrbuch der Zoologie. Jena, Fischer, 1888. [S. 3.]

—— Hypothese der organischen Vererbung. Vortrag 77. Vers. deutsch. Naturf. Meran 29. IX. 1905. Leipzig, Engelmann.

Hauer, K. R. v., Notizen über die Krystallisation und Darstellung einiger Verbindungen. Sitzber. Ak. Wiss. Wien, XXXIX. math. natw. Cl. 10. Nov. 1859 [S. 438]. (1860).

—— Krystallogenetische Beobachtungen. Erste Reihe: Sitzber. 9. Dez. 1859. S. 611. Zweite Reihe: Sitzber. XL. 9. Feb. 1860. S. 539. Dritte Reihe: Sitzber. 9. Feb. 1860. S. 589.

—— Krystallogenetische Beobachtungen. Verh. d. geolog. Reichsanstalt Wien. 1877: Nr. 3 (S. 45); Nr. 4 (S. 57); Nr. 5 (S. 75); Nr. 10 (S. 162); Nr. 17 (S. 296). 1878: Nr. 9 (S. 185); Nr. 14 (S. 315). 1879: Nr. 1 (S. 20); Nr. 11 (S. 181).

Hering, E., Vorgänge in der lebendigen Substanz. Lotos, Prag, 1888.

Herrera, A. L., Nociones de Biologia. Mexico 4. Oct. 1903.

—— Notions générales de Biologie et de Plasmogénie comparées. Französische Übersetzung von G. Renaudet. Berlin, Junk, 1906. [p. 51]. Enthält beigeschlossen eine Reihe von Untersuchungen von Herrera, Renaudet, Benedikt usw.

Hertwig, O., Allgemeine Biologie. Jena, Fischer, 1906. [S. 543, 548.]

Heydweiller, A., Über Gewichtsänderungen bei chemischer und physikalischer Umsetzung. Physik. Zeitschrift. 1. Jahrg. Nr. 47. S. 527. 1899.

Hilton, H., Über die Kapillarit. konstanten der Kristallflächen. Centralbl. für Miner. 1901. S. 753.

—— Phil. Mag. 1902. (6) 3. S. 144.

Holmes, S. J., The Problem of Formregulation. Arch. f. Entw.-Mech. XVII. p. 265. 1904.

Jaeger, F. M., Krystallogr.-optische Studien an den binären Komplexen, welche im chem. Gleichgewichtssysteme »Silbernitrat, Bernsteinsäurenitril und Wasser« existenzfähig sind. Z. f. Kr. 1903. 35. S. 341.

Japp, F. R., Stereochemistry and Vitalism. Brit. Assoc. Section B. Opening Adress. 1898 (vgl. auch Nature!).

Jordan, H., Der Wiederersatz verstümmelter Krystalle als Beitrag zur näheren Kenntnis dieser Individuen und zu ihrer Vergleichung mit denen der organischen Natur. Arch. f. Anat. u. Physiologie v. Müller. 1842. S. 46—56. Taf. III Fig. 1—3.

Kassowitz, M., Allgemeine Biologie. Wien, Perles, 1899. Bd. I. [S. 36, 114, 148, 161, 187, 192]. Bd. II. [S. 3—4.]

—— Die Vererbungssubstanz. Arch. f. Entw.-Mech. XXI. 1906. S. 153—165. [S. 155.]

Kastle, J. H. und W. P. Kelley, Rate of crystallisation of Plastic sulphur. Americ. Chem. Journ. 32. Nov. 1904. S. 483—503.

Klocke, F., Über die Empfindlichkeit von Alaunkristallen gegen geringe Schwankungen der Konzentration ihrer Mutterlauge. Z. f. Krist. 1878. 2. S. 293—299.

—— Über das Verhalten der Kristalle in Lösungen, w. nur wenig v. i. Sättigungspunkt entfernt s. Eb. 1880. 4. S. 76.

Kopp, Liebigs Annalen. 94. S. 118. 1855. [Zit. O. Lehmann, 1904. S. 76.]

Krafft, F., Über die Bedeutung des Wassers f. d. Bildung kolloidaler Hohlkörper aus Seifen. Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chemie. XLVII. Heft 1. 1906. S. 5—14 (m. weiterer Lit. dess. Autors u. seiner Schüler).

KREIDER, D. A., Amer. Journ. Science. 1899 (4). 8. p. 133—138 (ref. Z. f. Kr. 1901. 34. S. 103. Eine Methode zur Entdeckung und Trennung v. rechts- und linksdrehenden Kristallen usw.).

KRUKENBERG, C. F. W., Vergleichend-physiolog. Studien. I. [5. S. 12. tb. I.] 1880. II. [S. 2.] 1882.

LAVALLE, Compt. Rend. 36. p. 493. 1853 [zit. O. LEHMANN, 1888].

LECOQ DE BOISBAUDRAN, C. R. Ac. Fr. 1875. 80. I. p. 888. 11. p. 1007, 1450.

—— Résistence au changement d'état des faces cristallines en présence de leur eau-mère. Bull. soc. Miner. Françe. 1879. Febr. p. 37.

LEBLANC, Crystallotechnic. Paris 1802 [zit. HAUER, 1860. III].

LE DANTEC, F., Théorie Nouvelle de la Vie. Paris, Alcan, 1896. [p. 110, 125, 150.]

LEDUC, ST., Champs de force moleculaires. Compt. rend. 134. p. 423—425. 17. Feb. 1902.

—— p. 1204—1025. 26. Mai 1902.

—— Soc. Franç. Phys. (ref. Nature, London. Vol. 70. Nr. 1806. p. 130. 9. Juni 1904).

—— Die Diffusion der Flüssigkeiten. Physik. Zeitschr. VI. 1905. Nr. 23. S. 793.

LEHMANN, O., Molekularphysik. I. Leipzig, Engelmann, 1888. [S. 241; S. 309.]

—— Über die Teilbarkeit der Körper. »Natur« 1889. No. 32. 12pp. [S. 4.]

—— Über fließende Krystalle. Zeitschr. f. physik. Chemie. IV. 1889. S. 462—472. Taf. III. 3 Figs.

—— Über tropfbar flüssige Krystalle. Annalen d. Physik u. Chemie. Neue Folge. Bd. XL. 1890. S. 402—423. Tafel.

—— Über die Definition des Begriffes Krystall. Z. f. Kristallogr. XVIII. 1890. S. 457—463.

—— Über künstliche Färbung von Krystallen und amorphen Körpern. Ann. Phys. u. Chem. Neue F. Bd. LI. 1894. S. 47—76. 11 Figs.

—— Über das Zusammenfließen und Ausheilen fließend-weicher Krystalle. Zeitschrift physik. Chem. XVIII. 1895. S. 91—96. Figs.

—— Über Kontaktbewegung und Myelinformen. Ann. Phys. u. Chem. Neue F. Bd. LVI. 1895. S. 771—788. 1 Taf.

—— Versuchsergebnisse und Erklärungsversuche nebst einem Verzeichnis sämtlicher Publikationen. Karlsruhe, W. Jahraus, 1899. 57 S.

—— Struktur, System und magnetisches Verhalten flüssiger Krystalle und deren Mischbarkeit mit festen. Ann. Physik. 4. Folge. Bd. II. 1900. S. 649 bis 705. 1 T.

—— Über flüssige Krystalle. Verh. Naturwiss. Ver. Karlsruhe, Bd. XIII. 1900. (Vortr. 26. I. u. 27. IV. 1900). 20 S.

—— Über Struktur, System und magnetisches Verhalten flüssiger Krystalle. Verh. Deutsch. physik. Ges. 16. III. 1900. 5 S.

—— Flüssige Kristalle (usw.). Leipzig, W. Engelmann, 1904. 264 S. 39 Taf. + 483 Figs. [nam.: S. 8, 108, 250, 251.]

—— Die Gleichgewichtsform fester und flüssiger Kristalle. Annalen d. Physik. (4.) XVII. 1905. S. 728—734.

—— Flüssige Kristalle. »Der Tag.« 21. Juli 1905. (Naturwiss. Rundschau.)

—— Bericht über die Demonstration der flüssigen Kristalle. Zeitschr. f. Elektrochemie. Nr. 50. S. 955. 1905.

—— Näherungsweise Bestimmung der Doppelbrechung fester und flüssiger Kristalle. Annalen der Physik. (4.) XVIII. 1905. S. 796—807.

LEHMANN, O., Drehung der Polarisationsebene und der Absorptionsrichtung bei flüssigen Kristallen. Annalen der Physik. (4.) XVIII. 1905. S. 808—810.

—— Scheinbar lebende weiche Kristalle. Chemiker-Zeitung. 30. Nr. 1. 1906.

—— Homöotropie und Zwillingsbildung bei fließendweichen Kristallen. Annalen der Physik. (4.) XIX. 1906. S. 1—9.

—— Fließend-kristallinische Trichiten, deren Kraftwirkungen und Bewegungserscheinungen. Annalen der Physik. (4.) XIX. 1906. S. 22—35.

—— Flüssige Kristalle. Meyers Konversationslexikon. 6. Aufl. (Farbige Tafel: Artikel »Kristalle, flüssige«).

(—— Lithographiertes Rundschreiben, Karlsruhe, 31. Januar 1906. Gezeichnet: O. LEHMANN, Professor der Physik, Karlsruhe, Kaiserstraße 63.)

—— Die Struktur der scheinbar lebenden Kristalle. Ann. d. Physik. 1906. Nr. 6. Bd. XX. Heft 1. S. 63—76.

—— Die Kontinuität der Aggregatzustände und die flüssigen Kristalle. Ebenda. S. 77—86.

LIEBE, O., Die Erscheinungen des Lebens. Vortrag. 1901. 16 S. [ref. Z. f. Entomol. S. 335].

LIEBIG, J. v., Chemische Briefe. Leipzig 1844. [zit. DRIESCH. S. 5, 108.]

LINK, H. F., Über die erste Entstehung der Kristalle. POGGENDORFFS Annalen. Bd. 46. S. 258—264. T. III Fig. 1—8. 1839.

LOEB, J., Untersuchungen zur physiol. Morphologie der Tiere. I. Über Heteromorphose. Würzburg, Hertz, 1891. [S. 49.]

—— Biological Lectures at Woods Holl. Summer 1894. p. 55. 3a Lecture.

LÖWENBERG, R., Über gesättigte Lösungen von Magnesiumchlorid und Kaliumsulfat od. v. Magnesiumsulfat u. Kaliumchlorid. Z. f. physik. Chemie. 1894. 13. S. 459.

LOIR, A., Sur la cristallisation des aluns. Compt. rend. I. 92. S. 1166—1169. 1881. (I.)

LOTZE, R. H., Leben, Lebenskraft. WAGNERS Handwörterbuch der Physiologie. Braunschweig 1842. [S. 34ff.]

MAAS, O., Einführung in die Experimentelle Entwicklungsgeschichte. Wiesbaden, Bergmann, 1903. [S. 5, 83.]

MACH, E., Analyse der Empfindungen. 2. Aufl. Jena, Fischer, 1900.

MAILLARD, M. L., La cristallisation des matières album. etc. Revue générale d. Sciences. No. 15. p. 608—614. 1898.

MARBACH, Compt. rend. 43. p. 705. 1856. [zit. HAUER, 1860. II.]

MAUPERTUIS, Venus physique 1746. [zit. DRIESCH, 65. S. 40.]

MAURAIN, Ch., Journ. de Physique. 1900. 9. p. 208.

—— Über die Ausheilung der Kristalle und den Einfluß des Mediums auf deren Bildung. Zeitschr. für Kristallogr. 1902. 35. S. 527.

MÉHELY, L. v., Über das Entstehen überzähliger Gliedmaßen. Mathem. u. Naturw. Ber. aus Ungarn. XX. Leipzig, Teubner, 1905 (Wien, Graeser). S. 239—259. [S. 251.]

MENDELEJEFF, Grundlagen der Chemie. Petersburg, Carl Ricker, 1891.

MEYER, St., Über Krystallisation im magnet. Felde. (I.) Sitzber. Ak. Wiss. Wien. CVIII. Abth. IIa. S. 1. T. 1. 2. Mai 1899.

MEYERHOFFER, W., und A. P. SAUNDERS, Über reziproke Salzpaare. II. Die Gleichgewichtserscheinungen rezipr. Salzpaare b. gleichzeitiger Anwesenheit eines Salzpaares. Ztschr. f. physik. Chemie. 1899. 28. S. 453. Ebenda. 31. S. 370.

Miers, H. A., Untersuchung über die Variation d. an Kristallen beobachteten Winkel, speziell von Kalium- und Ammoniumalaun. Z. f. Kr. 1904. 39. S. 220. [S. 273.]

Minchin, E. A., An. Journ. Micr. Science. 1898. 40. p. 469 u. Proc. Royal Inst. 1898. 15. p. 723. [ref. Zeitschr. f. Krystallogr. 34. S. 435. 1901.]

Morgan, T. H., Regeneration: old and new interpretations. Biol. Lectures Woods Holl. 1899. 12th lect. 1900. p. 185. [p. 188.]

—— Regeneration in Bipalium. Arch. f. Entw.-Mech. IX. 1899, 1900. S. 563—586. 16 Fig.

—— Regeneration in Planarians. Arch. f. Entw.-Mech. X. 1900. S. 58. 31 Fig.

—— Growth and Regeneration in Planaria lugubris. Arch. f. Entw.-Mech. XIII. 1901/02. S. 179—212. 14 Fig.

—— Regeneration in the Egg, Embryo and Adult. The American Naturalist. Vol. XXXV. Dec. 1901. No. 420. p. 949—973.

—— »Regeneration.« Columb. Univ. Coll. Ser. VII. New York, Macmillan, 1901. 317 pp. 66 figs.

—— Regeneration of Heteromorphic tails in Posterior Pieces of Planaria simplicissima. Journ. of Experim. Zoöl. I. No. 3. 1904. S. 385—393. 20 figs. [p. 393.]

Mügge, O., Neues Jahrbuch für Mineralogie. Bd. I. S. 131. 1888. [zit. O. Lehmann. 1888. I. 410.]

Müller, J., Handbuch d. Physiologie d. Menschen. Koblenz. 1844.

Münden, M., Die bakteriologisch-biologische Grundlage physikalischer, chemischer und mineralogischer Formgestaltungen. Verh. Ges. deutsch. Naturforscher und Ärtze. 73. Vers. Hamburg. I. Gruppe. S. 63. 1901. [Mit früherer Lit. dess. Autors.]

Muthmann, W., Über Isomorphismus einiger organ. Substanzen. Z. f. Kr. 1891. 19. S. 357.

—— Beiträge zur Volumstheorie d. kristallis. Körper. Z. f. Kr. 1894. 22. S. 497.

Nacciarone, A., Le Tre Conferenze dal Prof. Schroen. Napoli, Fazio, 1899.

Naegeli, C., Mechanisch-Physiologische Abstammungslehre. München und Leipzig 1884.

Nature (Macmillan, London). Vol. 58. No. 1506. p. 452. 8. Sept. 1898: Japp, Stereochemistry a. Vitalism.

Vol. 58. No. 1508. p. 495. 22. Sept. 1898: K. Pearson, Chance or Vitalism.

Vol. 58. No. 1510. p. 544. 6. Oct. 1898: G. F. FitzGerald; — Cl. O. Bartrum.

Vol. 58. No. 1513. p. 616. 27. Oct. 1898: G. Errera, Asymmetry and Vitalism. — F. R. Japp. — K. Pearson. — P. F. Frankland.

Vol. 59. No. 1516. p. 53. 17. Nov. 1898: F. St. Kipping. W. J. Pope, Stereochemistry a. Vitalism. — W. M. Strong. — F. R. Japp.

Vol. 59. No. 1517. p. 76. 24. Nov. 1898: G. F. FitzGerald, Asymmetry and Vitalism.

Vol. 59. No. 1518. p. 101. 1. Dez. 1898: F. R. Japp, Asymmetry and Vitalism.

Vol. 59. No. 1519. p. 125. 8. Dec. 1898: K. Pearson, Asymmetry and Vitalism.

Nernst, W., Über gegenseitige Beeinflussung der Löslichkeit von Salzen. Z. f. physik. Chemie. 1889. 4. S. 372—383.

Neumeister, R. Betrachtungen über das Wesen der Lebenserscheinungen. Jena, Fischer, 1903. [S. 44, 49, 97.]

Noyes, A. A., Über die gegenseitige Beeinflussung der Löslichkeit von dissociierten Körpern. Z. f. physik. Chemie. 1890. 6. S. 240—267.

Orloff, P. Über Veränderlichkeit der Kristallform des Chlornatriums und einige Eigenschaften der wässerigen Lösungen, aus welchen es sich ausscheidet. Journ. russ. phys. chem. Ges. 1896. 28. p. 715 (ref. Z. f. Kr. 1899. 34. S. 516).

Ostwald, W., Lehrbuch 1891. I. S. 1039.

—— Allgemeine Chemie. 2. Aufl. 1896—1902. [I. Bd. S. 1040; II. Bd. S. 704 mit Lit.]

—— Ztschr. physik. Chemie. Bd. 22. S. 289. 1897.

—— Vorlesungen über Naturphilosophie. S. 343. 1902.

Pasteur, L., Annales d. chim. et phys. (3.) 49. 5. 1836. [zit. Hauer, 1860. II.]

—— C. R. 43. p. 765. 1856. [zit. Ostwald.]

—— Recherches sur la dissymmétrie moléculaire des produits organiques naturels. Leçons d. chimie prof. 1860. Paris 1861. p. 25.

—— Deutsch: Ostwald, Klassiker exakt. Wiss. Nr. 28. 1881.

Pauly, A., Darwinismus u. Lamarckismus. Entwurf e. psychophys. Teleologie. München, Reinhardt, 1905. [S. 314.]

Pavlow, P., Üb. d. Abhängigkeit zwisch. d. Kristallform u. dem Zustande der Lösung. Z. f. Kr. 1905. 40. S. 555.

Persoz, Chimie moleculaire. p. 386. [zit. Hauer, 1860. III.]

Pfaundler, L., Beiträge zur chemischen Statik. Poggendorffs Annal. CXXXI. S. 55. 1867.

—— Neue Theorie der Regelation des Eises. Sitzber. Wr. Akad. Wiss. 59/II. S. 201—206. 1869.

—— Der Kampf ums Dasein unter den Molekülen, ein weiterer Beitrag zur chemischen Statik. (1873.) Poggendorffs Annal. Jubelband. S. 182.

—— Über die ungleiche Löslichkeit der verschiedenen Flächen eines und desselben Krystalles und der Zusammenhang dieser Erscheinung mit allgem. naturwissensch. Prinzipien. Wr. Akad. 72/II. S. 61—64. 1875.

—— Über das Wachsen und Abnehmen der Krystalle in ihrer eignen Lösung und in der Lösung isomorpher Salze. Wr. Akad. 72/II. Dez. 1875. 6 S.

—— Über das Wesen des weichen und halbflüssigen Aggregatzustandes; über Regelation und Rekrystallisation. Wr. Akad. 72/II. März 1876. 18 S.

Plate, L., Üb. d. Bedeutung d. Darwinschen Selectionsprinzips usw. Leipzig, Engelmann, 1903. [S. 6.]

Pockels, A., Randwinkel gesättigter Lösungen an Kristallen. Naturwiss. Rundschau. 1899. 14. S. 383.

Pocklington, H. C., Cheirality of Form of Crystals in Epsom Salt. »Nature«. Vol. 73. No. 1890. 18. 1. 1906. p. 270.

Pope, W. J., u. F. S. Kipping, (Üb. Enantiomorphismus). Proceed. Chem. Soc. Lond. 1896. 12. p. 232. — Trans. Chem. Soc. 1898. 73. p. 606.

—— —— (Üb. d. Trennung v. opt. isom. Kr.) Proc. Chem. Soc. Lond. 1898. 14. p. 113.

—— —— Üb. Enantiomorphismus. Z. f. Kr. 1899. 30. S. 472.

Porter, T. C., Some Experiments in Magnetism. Proc. Roy. Soc. Vol. LXXIII. No. 488. p. 5. 1904.

Poulton, E. B., The colours of Animals. Intern. Scient. Ser. LXVIII. 1890. [p. 12.]

Prendel, R., Einige Betrachtungen über Polymorphie und Mimesie. Z. f. Kr. 18. 1891. S. 449.

PRZIBRAM, H., Die Regeneration bei den Crustaceen. Arb. Zool. Instit. Wien. XI. S. 163. 1899. [S. 24.]
—— Regeneration. Ergeb. Physiol. I. Wiesbaden, Bergmann. II. Abt. S. 43. 1902.
—— Einleitung in die Experimentelle Morphologie der Tiere. Wien u. Leipzig, Deuticke, 1904.
—— Formregulationen verletzter Krystalle. Zeitschr. f. Krystallogr. XXXIX. S. 576—582. 9 Fig. 1904.
—— Versuche und Theorien über Regeneration. Centralbl. Physiol. XVIII. 25. II. 1905.
QUINCKE, G., Über unsichtbare Flüssigkeitsschichten usw. Ann. d. Physik. 7. S. 631—682. 1902. [Lit. S. 643—660.]
—— Über Krystalle. Ver. d. deutsch. physik. Ges. V. S. 202—209. 1903. (ref. Beiblätter WIEDEM. Ann. 28. S. 169. 1904.)
RAUBER, A., Die Regeneration der Krystalle. Leipzig, Georgi. I. 92 Abb. 1895. II. 393 Abb. 1896.
—— Atlas der Krystallregeneration. Dorpat, Staden. 1. Heft. 1896 (die Umbildung der Kugel); 2. H. 1897 (Wucherfelder); 3. H. 1897 (Voll- u. Hohlcylinder); 4. H. 1898 (Umb. d. Keg.); 5. H. 1899 (Supplementkörper); 6. H. 1900 (Torso); 7. H. 1901 (Sphär. Hohlflächen, Kugel u. Cylinder).
—— Vergiftung d. Mutterlauge. I. 1903. II. 1904.
REIL, J. CH., Von der Lebenskraft. REILS Archiv f. Physiolog. I. 1796. S. 8. [zit. DRIESCH, 05, S. 87.]
RETGERS, J. W., Zeitschr. f. physik. Chemie. VIII. 1891. S. 6. IX. 1892. S. 267. XII. 1893.
—— Neues Jahrb. f. Mineral. S. 167. 1895. [zit. O. LEHMANN, 04.]
RHUMBLER, L., Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhalts. 1. Teil. Zeitschr. f. allgem. Physiol. I. S. 279. 1902. (ref. Zool. Centralbl. X. S. 8. 27. Jan. 1903.)
ROOZEBOOM, H. W., Über d. Löslichkeit v. Mischkristallen. Z. f. physik. Chem. 1891. VIII. S. 507.
—— Die Löslichk. d. Mischkr. v. Kaliumchlorat u. Thalliumchlorat. Eb. S. 531.
—— Die Löslichkeitskurve f. Salzpaare, w. sowohl Doppelsalz als Mischkristalle bilden, spez. v. Salmiak u. Eisenchlorid. Z. f. physik. Chemie. 1892. X. S. 145.
ROUX, W., Vorträge u. Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen. Heft I. Leipzig, Engelmann, 1905. 283 S. [S. 21, 78 u. viele andre Stellen.]
RYDER, J. A., A Dynamical Hypothesis of Inheritance. Biol. Lect. Woods Holl. Summer session 1894. p. 23—54. Boston, Ginn, 1895. [p. 48.]
SACHS, J., Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig, Engelmann, 1893. II. Bd. IX. Abt. [S. 1160, 1161, 1181, 1186, 1200, 1227, 1229.]
SAUBER, LIEBIGS Annalen. 124. S. 78. 1860. [zit. LEHMANN, 88, I. S. 315.]
SCHARFF, F., Neues Jahrbuch f. Mineral. S. 24. 1876. [zit. LEHMANN, 04, S. 107.]
SCHENCK, R., Die Ergebnisse der bisher. Untersuchungen üb. d. flüssigen Krystalle. Physikal. Zeitschr. 1. Nr. 38 S. 409 u. Nr. 39 S. 425. 1899—1900.
—— Kristallinische Flüssigkeiten und flüssige Kristalle. Leipzig, Engelmann, 1905.
SCHLÄPFER, V., Eine physikalische Erklärung d. achromat. Spindelfigur u. der Wanderung der Chromatinschleifen. Arch. f. Entw.-Mech. XIX. S. 108—128. 1905.

Schmidt, G., Liebigs Annalen d. Chemie u. Pharmazie. 53. S. 171. 1845. [zit. Ostwald. I.]

Schneider, K. C., Vitalismus. Elementare Lebensfunktionen. Wien u. Leipzig, Deuticke, 1903. [S. 19, 33, 185.]

—— Plasmastruktur u. -Bewegung. Arb. Zool. Inst. Wien. 1905. XVI. [S. 110.]

Schopenhauer, A., Welt als Wille u. Vorstell. I. Anh. [zit. Driesch, 05. S. 110.]

Schroen, O. v., Le tre conferenze dal, 15.—17. Juni 1899. vide: Nacciarone.

—— Summarisches Programm des 1. u. 2. demonstrativen Vortrages. München, 21.—22. Sept. 1899.

—— Biologia Minerale. Lettera al Prof. G. B. Milesi. Rivista di Filosofia e scienze affini. Anno III. Vol. V. N. 4. Ottobre 1901.

—— Le due Conferenze dimostrative etc. al congresso contro la Tuberculosi nel 1900. Atti del Congresso. Napoli, R. Pesole, 1901. [Vgl. auch Benedikt. 1904.]

Schulz, N., Die Krystallisation v. Eiweißstoffen u. ihre Bedeutung f. d. Eiweißchemie. Jena, Fischer, 1901.

Schwalbe, E., Die Morphologie d. Mißbildungen. I. Allg. Mißbildungslehre. Jena, Fischer, 1906. [S. 69.]

Sonstadt, E., The attractive force of crystals for like molecules in saturated solutions. Proceed. Chem. Soc. Vol. 20. No. 286. p. 244. 8./12. 1904.

Spencer, H., Principles of Biology. 1. ed. 1863; last ed. 1898. Cap. 4: Waste and Repair.

—— Übers. v. Vetter: Die Prinzipien der Biologie.

—— Facts and Comments. London, Williams a. Norgate, 1902. [p. 92.]

Spezia, G., Contribuzioni di Geologia Chimica, esperienze sul Quarzo e sull'opale. Atti della Academia delle scienze di Torino. Vol. XXXIII. 19. Juni 1898. (9 pp. 1 tab.)

—— (Experiment. Beitr. z. Kristallogenesis d. Quarzes.) Das. 41. 1905. S. 158—165.

Spring, W., Eigenschaften der festen Körper unter Druck; Diffusion der festen Materie, innere Bewegungen der festen Materie. Ber. internat. Physikerkongreß Paris 1900. (ref. Physik. Zeitschr. I. S. 487.)

Stadelmann, H., Über Umwandlung amorpher Materie in gestaltete. Verh. Deutsch. Naturf. u. Ärzte Breslau. 1904. S. 262.

—— Wissensch. Beilage der Magdeburger Zeitung. 1906. Nr. 12.

Tammann, G., Kristallisieren und Schmelzen. Leipzig, Barth, 1903. 348 S.

Thomson, J. M., On the action of isomorphous Salts in Exciting the cristallisation of supersaturated Solution etc. Journ. Chem. Soc. 1879. 35. p. 196. (ref. Z. f. Kr. 1882. 8. S. 94.)

Tiedemann, F., Physiologie des Menschen. I. Darmstadt 1830. [zit. Driesch, 05, S. 96.]

Tschermak, G., Lehrbuch der Mineralogie. Wien, Hölder, 1894.

Tutton, A. E., Üb. d. Zusammenhang zwisch. d. Größe d. Winkel u. d. Atomgewicht d. darin enthaltenen Metalle. Z. f. Kr. 1893. 20. S. 491.

—— Üb. d. Zusammenh. d. kr. Eigensch. v. isomeren Salzen u. d. Atomgewicht d. darin enthalt. Met. Z. f. Kr. 1895. 24. S. 1. — Ferner: ebenda 1897. 27. S. 113.

—— Üb. d. Wesen d. Einheit d. Kristallstruktur. Ebenda 1897. 27. S. 266.

—— Üb. d. Zusammenhang zwisch. d. kristallogr. Eigenschaften v. isomorphen Salzen und d. Atomgewicht d. darin enthaltenen Metalle. Ebenda 1898. 29. S. 63.

Vater, Das Wesen der Kristalle. Z. f. Kr. 27. S. 505. 1897.

—— Üb. d. Einfluß d. Lösungsgenossen. I. 1893. 21. S. 433. II. 1894. 22. S. 209. III. 1895. 24. S. 366. IV. S. 378. V. 1897. 27. S. 476. VI. 1899. 30. S. 295. VII. S. 485.

Verworn, M., Allgemeine Physiologie. 3. Aufl. Jena, Fischer, 1901. [S. 124, 127, 177, 327, 554.]

Vöchting, H., Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1889. S. 400.

Vogt, C., Bilder aus dem Tierleben. Frankfurt a. M., J. Rütten, 1852. [S. 106.]

Warburg, Lehrbuch der Experimentalphysik. 1902. [S. 52.]

Weber, E. H., Hildebrandts Anatomie. 4. Aufl. I. S. 106. [zit. Jordan, 1842.]

Weber, R., Poggendorffs Ann. 109. S. 379. [zit. Hauer, 60. III.]

Weismann, A., Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena, Fischer, 1892. [S. 139.]

—— Tatsachen und Auslegungen in bezug auf Regeneration. Anatom. Anz. XV. 1899. [S. 13.]

—— Vorträge über Descendenztheorie. Jena, Fischer, 1902. [S. 41.]

Weyberg, S., Einige Beobachtungen üb. d. Wachstum d. Alaunkr. (Vorl. Mitt. Sitzber. phys.-chem. Kl. Gesellsch. Naturf. Warschau. 1896. S. 10.)

—— Zur Frage üb. d. Wachstumsgeschw. d. Kristallflächen. Bull. de la Soc. d. Natural. à l'Univ. d. Varsovie, sect. phys. et chim. 1897. 2. p. 1. (ref. Z. f. Kr. 1899. 31. S. 510.)

—— Einige Beobachtungen üb. d. Wachstum d. Kalium-Aluminium-Alaunkrist. Z. f. Kr. 1902. 36. S. 40.

Wichmann, A., Über Kristallformen der Albumine. Zeitschr. f. physiol. Chemie. 27. S. 575—593. 1899.

Wolff, G., Mechanismus u. Vitalismus. 2. Aufl. Leipzig, Thieme, 1895. [S. 18—19.]

Wulff, G., Neues Jahrb. f. Miner. I. S. 123. 1896.

—— Zur Frage der Geschwindigkeit des Wachstums und der Auflösung der Kristallflächen. Z. f. Kr. 34. S. 449—530. 1901.

Wulff, L., Wachsen die Krystalle nur durch Juxtaposition neuer Moleküle? Z. f. Kr. X. S. 374. [Zit. Rauber, 1895.]

—— Abhängigkeit d. Wachstumsgeschw. u. Anätzbarkeit d. Kristalle von der Homogenität derselben. Z. f. Kr. 1894. 22. S. 473.

Zehnder, L., Die Entstehung des Lebens aus mechanischen Grundlagen entwickelt. I. Moneren, Zellen, Protisten. Freiburg i. B., Mohr, 1899. 256 S. u. 123 Fig. [S. 44, 45, 119, 120, 121.]

Zeleny, Ch., A Study of the Rate of Regeneration of the Arms in the Brittle-Star Ophioglypha lacertosa. Biol. Bull. VI. No. 1. Dec. 1903. p. 12—17.

—— Compensatory Regulation. Journ. Exper. Zool. II. 1. 1904. p. 1—102.

—— The Relation of the Degree of Injury to the Rate of Regeneration. Journ. of Exper. Zoöl. Vol. II. No. 3. Aug. 1905. p. 347—369. Figs. [p. 367.]

Zemiatschensky, P., Über einige Kontakterscheinungen bei der Kristallisation. Trav. de la Soc. d. Natur. St. Pétersbourg. 1890. 21. F. 1. VII (ref. Z. f. Kr. 1893. 22. S. 77).

Zirngiebl, H., Beitrag zur Kenntnis d. Beziehungen zwisch. istall. u. Molekül. Z. f. Kr. 1902. 36. S. 117.

III. Das Problem der proportionalen Formregulation.

A. Darstellung der Analogien.

Von altersher ist man gewohnt, den »lebenden Individuen«, Tieren und Pflanzen, die Kristalle als Individuen der leblosen Welt an die Seite oder gegenüberzustellen.

Die »Indivisibilität«, d. h. Unteilbarkeit der Organismen wie der Kristalle mag man sich ursprünglich als eine solche vorgestellt haben, wie wir sie jetzt den Molekülen zuschreiben: daß nämlich eine Teilung derselben zwar möglich ist, deren Produkte (analog den Atomen) jedoch (auch abgesehen von der geringeren Größe) nicht mehr dieselben Eigenschaften aufweisen wie die ganze Einheit.

Heute, wo wir wissen, daß niedere Tiere und Pflanzen durch künstliche Zerteilung vermehrt werden können, daß aus einem Ei unter Umständen mehrere verkleinerte Ganzbildungen entstehen, und daß auch verletzte Kristalle »ausheilen«, erscheint gerade die Teilbarkeit als eine wesentliche Eigenschaft dieser Körper, da die Ausbildung der Teilstücke zu ganzen Exemplaren eine »Selbsttätigkeit« durch im Innern gelegene Kräfte voraussetzen läßt.

Wir können jedoch den Begriff des »Individuums« beibehalten, wenn wir die Unteilbarkeit darin erblicken, daß die Teile nicht dauernd Teile bleiben, sondern selbsttätig zu Ganzen werden.

Zum praktischen Erkennen der einzelnen Individuen benützen wir nach wie vor die Form derselben, d. i. die Anordnung der Teilchen im Systeme (beide Worte im allgemeinsten Sinne gebraucht).

Form, sowie Masse, kommen auch nicht individualisierten, physikalisch-chemischen Systemen zu und es kann daher versucht werden, die Erscheinungen der Formregulation als besondere Fälle in eine allgemeine Mechanik (Statik und Dynamik) einzuordnen.

Nimmt man an einem Systeme in aufeinanderfolgenden Zeiten keine Veränderung wahr, so sagt man, das System befinde sich im Gleichgewichte.

Kehrt ein System nach einer Störung wieder in den vor derselben vorhanden gewesenen Zustand zurück, so nennt man das Gleichgewicht ein stabiles (a).

Kehrt ein System nach einer Störung nicht wieder in den vorigen Zustand zurück, geht aber in einen andern, als den während der Störung vorhandenen Zustand über, so nennt man das Gleichgewicht ein labiles (b).

Kehrt ein System endlich nach einer Störung nicht wieder in den vorher bestandenen Zustand zurück, sondern verbleibt auch nach der Störung in dem Zustande wie während (des letzten Momentes) der Störung, so nennt man das Gleichgewicht ein **indifferentes** (c).

Eine Störung des (statischen) Gleichgewichtes kann entweder Masse und Form des Systems unverändert lassen, oder bloß die Masse, oder bloß die Form, endlich weder Masse noch Form.

I. Sollen Masse und Form eines Systems bei einer Störung unverändert bleiben, so bezieht sich dieselbe auf das Verhältnis (die Lage) des ganzen Systems zur Umgebung.

Als Beispiele für diese Fälle können die geläufigen Schwerpunktsunterstützungen fester Körper dienen:

a) Stabiles Gl., Rückkehr nach der Störung: ein oberhalb des Schwerpunktes aufgehängter Körper.

b) Labiles Gl., Übergang in eine andre Lage: ein unterhalb des Schwerpunktes aufgehängter Körper.

c) Indiff. Gl., Verharren in der Störungslage: ein im Schwerpunkte aufgehängter Körper.

II. Bleibt die Masse eines Körpers unverändert, während die Form gestört wird, so heißt das (nach unsrer Definition der Form) so viel, als daß die Lage der Massenteilchen zueinander verändert wird.

Als Beispiele dienen die Kohäsionsarten der Körper:

a) St., Rückkehr nach der Störung: Elastische Körper.

b) Lab., Übergang in eine andre Lage: Spröde Körper.

c) Ind., Verharren in der Störungslage: Dehnbare Körper.

III. Bleibt die Form eines Systems unverändert, während die Masse Veränderungen ausgesetzt wird, so kann dies nur in der Weise geschehen, daß in zwei aufeinanderfolgenden Zeitteilen jedes abgehende Massenteilchen wieder durch ein gleichartiges ersetzt wird (qualitative Massenveränderung). Diese Fälle, welche den Schein eines statischen Gleichgewichtes hervorrufen, werden als »stationäres, dynamisches Gleichgewicht« bezeichnet. Gegenüber einer (eventuell sehr kleinen) Störung ihrer Form verhalten sich dieselben wie statische Gleichgewichtsfälle:

a) St., Rückkehr nach der Störung: Springbrunnen (z. B. nach Zuhalten des Auslaufs); Flamme (z. B. nach Niederdrückung); Orga-

nismus als Stoffwechselmaschine (z. B. nach Hungerperiode)[1]; Kristall in gesättigter Lösung[2]).

b) Lab., Übergang in einen andern Zustand: »Schraubt man einen Wasserhahn so weit zu, daß ein ganz dünner, ruhiger Strahl zum Vorschein kommt, so genügt ein zufälliger Anstoß, um dessen labiles Gleichgewicht zu stören und dauerndes rhythmisches, tropfenweises Ausfließen zu veranlassen.« (MACH, S. 153.)

c) Indiff., Beibehalten der Störungslage: »Man kann eine lange Kette aus einem Gefäß, in welchem sie zusammengerollt liegt, über eine Rolle, nach Art eines Hebers, in ein tieferes Gefäß überfließen lassen. Ist die Kette sehr lang, der Niveauunterschied sehr groß, so kann die Geschwindigkeit sehr bedeutend werden, und dann hat die Kette bekanntlich die Eigenschaft, jede Ausbiegung, die man ihr erteilt, frei in der Luft lange beizubehalten und durch diese Form hindurchzufließen.« (MACH, S. 153—154.)

IV. Werden Masse und Form eines Systems gestört, und zwar in der Weise, daß die Veränderung der Massenteilchen nicht unter fortwährendem Ersatz der abgehenden vor sich geht (quantitative Massenveränderung), so bedeutet dies eine Trennung des Systems, eventuell eine Verschmelzung von Systemen.

a) In diesem Falle hat das betreffende System, wenn es die Bedingungen der Stabilität erfüllen soll, die Form (α) und die Masse (β) wiederherzustellen.

α. Der Forderung der Rückkehr jedes Teiles in den gleichen Formzustand (geometrische Proportionalität) erfüllen: der Flüssigkeitstropfen, die weichen Kristalle, die »Regula-

---

[1]) »Ein Organismus ist ein System, das seine Beschaffenheit (chemischen Wärmezustand usw.) gegen äußere Einflüsse zu erhalten vermag, das einen dynamischen Gleichgewichtszustand von beträchtlicher Stabilität darbietet.« HERING, 1888. Vgl. auch ALBRECHT, 1899, mit zahlreichen Literaturzitaten.

[2]) Vgl. PFAUNDLER, (1869, 1875), HANDL und KLOCKE (letzterer gegen die Einwände von LECOQ DE BOISBAUDRAN). Die Idee PFAUNDLERS, daß es sich bei Kristallen in gesättigter Nährlösung um ein dynamisches Gleichgewicht handelt, indem stets Teilchen fortgerissen und wiederangesetzt werden — ist lange Zeit unbeachtet geblieben. Sie bildet die Grundlage für das richtige Verständnis der Erhaltung der Kristallform, wie sich nun durch die zu besprechenden Versuche über Kristallregeneration in gesättigter Nährlösung auf das klarste erweisen ließ.

tions«-Eier und jene niederen Tiere, welche »Morphallaxis« zeigen[1]).

β. Auch die Forderung der Wiederherstellung der Masse erfüllen: die starren Kristalle in Nährlösung und die Organismen (soweit sie regenerationsfähig sind) bei Möglichkeit der Assimilation (sowie die sub *α* angeführten Systeme bei entsprechender Materialzufuhr).

b) Unter die labilen Formen werden wir jene Fälle einzureihen haben, wo eine Störung die Herstellung einer veränderten Form veranlaßt (»Heteromorphose«), oder in einfacherer Weise der Übergang in eine andre stabile Gleichgewichtsform stattfindet, z. B. der Übergang eines Einzelligen in einen Flüssigkeitstropfen bei Abtrennung des Kernes.

c) Im Gegensatze zu jenen »regulationsfähigen« Systemen, die nach Zerteilung infolge der in ihrem Innern wirkenden Kräfte neue Formen annehmen, befinden sich in diesem Sinne im indifferenten Gleichgewichte: alle amorphen Körper, einschließlich der »Pseudomorphosen« und »Metaplasmen«.

---

[1]) »Man hat die Formzustände der Organismen wegen des Stoffwechsels häufig mit dynamischen Gleichgewichtszuständen verglichen. Mir scheint dies nicht zutreffend, denn ein solch rascher und andauernder Stoffwechsel, wie er derartige Zustände bedingt [Wasserfall, Fluß, Springbrunnen, Flamme], liegt doch im Organismus sicherlich nicht vor.« Bütschli, 1901, S. 20. — Darauf muß erwidert werden, daß für das Lebendige gerade der Stoffwechsel das Charakteristische ist und es auf die Größe der Auswechsel-Geschwindigkeit doch bei der Definition nicht ankommen kann; übrigens verwendet Bütschli selbst den dynamischen Gleichgewichtszustand zur Erläuterung der Regenerationsvorgänge. Ganz unverständlich ist es mir, wie G. Wolff schreiben kann: »Was für ein Gleichgewichtszustand ist denn eigentlich gestört, wenn dem Triton ein Bein abgeschnitten wurde? Höchstens das Gleichgewicht beim Gehen. Und wenn wir, obwohl das nur ein Wort ist, die an der Wundstelle eintretende Störung eine Gleichgewichtsstörung nennen wollten, so wäre diese Störung doch längst wieder aufgehoben und ein Gleichgewichtszustand erreicht, wenn die Wunde geheilt ist. Dieser Gleichgewichtszustand hindert aber nicht die Regeneration eines neuen Beines.« Es muten mich solche Aussprüche gerade so an, als ob jemand bestreiten würde, daß der elektrische Gleichgewichtszustand eines Körpers sich geändert habe, weil der Körper nicht gewackelt habe oder umgefallen sei. Ziehen wir vollends zum Vergleiche die Regeneration der Kristalle her, dann sehen wir sofort, daß die Wiederherstellung des Gleichgewichtszustandes zwischen Kristallform und Lösung mit der Standfestigkeit des Kristalles nicht verwechselt werden kann, da der aufgehängte, in seiner Lage unveränderte Kristall doch regeneriert.

Die vorstehende Systematik dürfte genügen, um zu zeigen, daß die Erscheinung selbsttätiger Formregulation nicht unvermittelt in einem allgemeinen Kanon der Naturgesetze stehen würde.

Das Zusammentreffen von Flüssigkeitstropfen, Kristallen und Organismen in unsrer Gruppe IVa) ist bedeutungsvoll. Bütschli (S. 19) hat schon diese Zusammenstellung vorgenommen: »Formen in dem Sinne, wie es organisierte Individuen sind, d. h. deren Beschaffenheit durch den inneren Bedingungskomplex bestimmt wird, finden sich in der unorganischen Natur in geringer Ausbildung. Es lassen sich hierher nur rechnen die Gleichgewichtsfiguren flüssiger Körper und Kristalle.«

Mit der bloßen Konstatierung eines gemeinsamen Verhaltens dieser drei Körpergruppen ist aber noch wenig für das Verständnis der »Selbstregulation« getan. Es ist ja doch das Bestreben der Naturkunde kompliziertere Vorgänge auf das Zusammenwirken einfacherer Faktoren zurückzuführen, uns durch »vollständige Beschreibung« (Kirchhoff) ein anschauliches Bild derselben zu entwerfen. Wir werden die Analyse eines Naturvorganges dann für beendigt halten dürfen, wenn wir uns davon überzeugt haben, daß die Wegnahme jeweils eines verantwortlich gemachten (uns bereits anderweitig bekannten) Faktors ein System übrig läßt, das nunmehr das Wirken der übrigen verantwortlich gemachten Faktoren aufweist. Hierzu verhelfen uns nicht bloß gedankliche Operationen, sondern vor allem die Experimente, welche uns auf diese Art mehr als eine zureichende Beschreibung, nämlich eine tatkräftige Beherrschung der Natur gestatten.

Welche Faktoren kommen für unsre Fälle in Betracht? Für den einfachsten Fall, den Flüssigkeitstropfen, finden wir zwei Faktoren, die uns die Erscheinung der Wiederannahme der Tropfenform nach Teilung (oder Verschmelzung) ausreichend erklären: 1) die leichte Verschiebbarkeit der Teilchen, die der Definition der Flüssigkeit angehört und daher einer weiteren Erklärung nicht bedarf[1]), und 2) das Gesetz des »kleinsten Zwanges«, eine energetische Regel

[1]) D. h. wir reihen eben nur Systeme, die dieser Bedingung entsprechen, unter den Begriff »Flüssigkeit« ein. Warburg (1902, S. 52) definiert: »Eine vollkommene Flüssigkeit ist ein Körper, welcher der kleinsten formändernden Kraft nachgibt, wenn mit der Formänderung keine Volumsänderung verbunden ist. Lehmann (1904, S. 106) schreibt: »Flüssigkeiten unterscheiden sich von festen Körpern dadurch, daß für sie die Grenze der (Verschiebungs-)Elastizität = 0 ist. Sie nehmen infolgedessen bei längerem Stehen in einem Gefäß vollkommen ebene Oberfläche an oder freischwebend Kugelform.«

allgemeiner Gültigkeit, die in unserm Falle besagt, daß durch die Oberflächenspannung so lange Veränderungen der Form der (schwebenden) Flüssigkeit vorgenommen werden, bis die Oberfläche ein Minimum wird, was bei Erreichung der Kugelform realisiert ist.

Die Ableitung der proportionalen Teilbarkeit aus dem Wesen des flüssigen Aggregatzustandes läßt voraussehen, daß die zur Verfügung stehenden Faktoren auch dann sich als wirksame Mittel zur Selbstregulation erweisen werden, wenn es sich nicht um isotrope und homogene Tropfen, sondern um anisotrope oder um inhomogene handelt.

Anisotrope, d. h. (bei gleichmäßiger chemischer Beschaffenheit) nach den verschiedenen Richtungen des Raumes verschieden sich verhaltende Tropfen werden von den »flüssigen Kristallen« gebildet, deren Begriff von O. Lehmann (1890) aufgestellt worden ist.

Er fand nämlich, daß drei von L. Gattermann ihm übersandte Substanzen, das p-Azoxyphenetol, das p-Azoxyanisol und das Äthylmethylazoxyanisol sich dem optischen Verhalten nach bei 134—165°, bzw. 116—134° und 87—140°, wie gewöhnliche Kristalle des monosymmetrischen Systems gaben, jedoch vollkommen flüssig waren. Bei Azoxyphenetol z. B. »wäre, der optischen Anisotropie entsprechend, anzunehmen, daß dieser Stoff der sphenoïdischen Klasse des monoklinen Kristallsystems zugehört. Die Achsenschiefe beträgt ungefähr 60° und die Schiefe der Indicatrix ungefähr 45°.

Daß gewöhnlich das Aggregat Tropfenform annimmt, ist eine Störung, bedingt durch die Wirkung der Oberflächenspannung, welche keineswegs dazu berechtigt, etwa ein neues System für solche verzerrte Aggregate aufzustellen.« (O. Lehmann, 1904, S. 61.)

Lehmann hat sowohl Zerteilung als auch Verschmelzung von Kristalltropfen beobachtet.

»Bei einem Kristalltropfen kann mechanische Teilung leicht bewirkt werden, indem man ihn nötigt, an einem zwischen den beiden Gläsern (Objektträger und Deckglas) eingeklemmten Hindernis, beispielsweise einer Luftblase, vorbeizuströmen, oder wenn sich eine größere Luftblase quer durch ihn hindurchbewegt.

Sobald die Blase auftrifft, wird er von ihr, wie die Fig. 230 *a*, *b*, *c* und 231 *a*, *b*, *c* (Nikols gekreuzt) andeuten, zuerst entsprechend deformiert und schließlich in zwei Teile zerschnitten, von welchen jeder sofort wieder Kugelform annimmt und ebenso wie das ursprüngliche Individuum zwei Kerne aufweist. Die Fig. 228 *a*, *b*, *c* und 229 *a*, *b*, *c* zeigen die entsprechenden Veränderungen des Verlaufs

der Strukturlinien. Die Luftblase selbst behält dabei ihre Kugelform durchaus bei.« (Lehmann, 1904, S. 71—72.)

Über die »Copulation[1]) von zwei und mehr Tropfen« schreibt Lehmann (1904, S. 67): »Der Versuch zeigt, daß ähnlich wie beim Zusammenfließen eines roten und grünen Öltropfens, wobei im resultierenden Tropfen die rote und grüne Ölmasse durch eine ebene Grenzfläche voneinander geschieden erscheinen, so auch hier beim Zusammenfließen ein einziger, genau kugelförmiger Tropfen entsteht, in dessen beiden Hälften die früheren Strukturen der beiden Teile im wesentlichen erhalten geblieben sind.« (S. 69): »In keinem Falle ist die Struktur der kombinierten Tropfen eine sehr haltbare. Nach und nach vergrößert sich die anfänglich etwas größere Hälfte auf Kosten der kleineren bis zu deren gänzlichem Verschwinden, worauf der Tropfen von einheitlicher Struktur erscheint.«

»Ist also an der Grenze zweier Individuen die Richtung der Moleküle, wie bei Fig. 188, eine ungleiche, so ist im allgemeinen Gleichgewicht nicht möglich, es tritt an der Grenze der beiden Teile *A* und *B* eine Kraft auf, welche die Moleküle parallel zu stellen sucht (Fig. 187), wenn nicht, wie in der Figur, die gegenseitige Stellung eine zwillingsartige ist.«

Inhomogene Kristalltropfen lassen sich durch Mischung herstellen (vgl. Lehmann, 1904, S. 77—78). Dadurch wird zwar deren optisches Verhalten beeinflußt, doch ist die Aufnahme der Beimischung eine diffuse, nicht polar orientierte.

Als inhomogene Tropfen mit polaren Differenzierungen müssen hingegen jene Eier angesehen werden, die bei Zerteilung (Ausplatzen nach Loeb 1894) aufs neue in ihren Teilen sofort Kugelform annehmen. Daß dieselben ihre polaren Potenzen auch nach der Zerteilung beibehalten, wird uns nach der Analogie der flüssigen Kristalle wohl nicht mehr wunder zu nehmen[2]) brauchen; eine Mehrleistung diesen gegenüber würde erst dann vorliegen, wenn sie abgängige chemische Differenzierungen wieder ersetzen würden.

---

[1]) Die Nachahmung der Copulation der Geschlechtskerne durch Chloroformtropfen ist bereits von Roux 1889 verwertet worden (vgl. dessen Zusammenstellung 1905, S. 221).

[2]) Lehmann, 1904, S. 251: »Der Nachweis, daß auch in zweifellos flüssigen Körpern eine molekulare Richtkraft auftreten kann, wie sie die Struktur der flüssigen Kristalle bedingt, läßt die Bedenken, die früher gegen den Flüssigkeitszustand des Protoplasmas geltend gemacht wurden, minder schwerwiegend erscheinen.«

Das scheint aber gar nicht der Fall zu sein: die schönen Untersuchungen Boveris über das rote Pigment der Eier eines Seeigels (*Strongylocentrotus lividus*) zeigen, daß die Formbildung nur dann ungestört weiter verläuft, wenn das Ei in einer solchen Weise durchtrennt worden, daß jedem Teil von allen Stoffen etwas zuteil wurde. Ähnliches kann aus den Durchschnürungsversuchen am Tritonei (von Spemann) geschlossen werden (vgl. Maas, 1903).

Die Wiederverteilung der verschiedenen Substanzen in den Teilstücken brauchte nicht einmal durch die Polarität des Eies bestimmt zu sein, sondern kann durch äußere Faktoren, z. B. Schwerkraft bei der Schichtung verschieden schwerer Stoffe (man denke z. B. an das Froschei), bedingt werden. Die Mehrleistung sowohl der flüssigen Kristalle als auch der »Regulations«-Eier gegenüber den gewöhnlichen Flüssigkeitstropfen besteht in der Aufrechterhaltung der nach den Richtungen des Raumes verschiedenen Wirkungsweise des Systems: während die »Anisotropie« der Kristalltropfen infolge ihrer optischen Eigenschaften bei Polarisation anschaulich hervortritt, ist dieselbe bei den Eiern in den meisten Fällen erst aus ihrer ferneren Entwicklung zu erschließen.

Reicht die Richtkraft der flüssigen Kristalle nicht aus, um ihnen eine in der äußeren Begrenzung von der durch die Oberflächenspannung aufgezwungenen Kugelform abweichende Gestalt zu geben, in der sich die Verschiedenheit nach verschiedenen Richtungen ohne Zuhilfenahme der Polarisationsapparate erkennen ließe, so ist dies bei einer zweiten Gruppe, den »fließenden« Kristallen Lehmanns, der Fall.

Hierher gehören die von Reinitzer (1888) dargestellten Präparate von Chloresterylbenzoat und -acetat und Hydrokarotinbenzoat, sowie Modifikationen von ölsaurem Natron, Kali, Ammoniak, Methyl-, Dimethyl-, Trimethylamin u. a. m. (vgl. Lehmann, 1904, S. 27).

»Der Kristall wird durch die Oberflächenspannung nur an den Ecken und Kanten abgerundet oder in ellipsoidische oder cylindrische Form gebracht, doch fließen zwei in Berührung gebrachte Individuen vermöge der Wirkung der Oberflächenspannung zu einem zusammen.« (Lehmann, 1904, S. 32.)

»Einfache fließende Kristalle von Chloresterylbenzoat sind eiförmig gestaltet, indes nicht vollkommen gerundet, sondern mit deutlichen Spitzen versehen (Fig. 26).«

Beim Ammoniumoleat sind »die Flächen und Kanten stark gerundet, so daß hiernach eine nähere Bestimmung der Form nicht

wohl möglich ist. Der Querschnitt erscheint in der Regel nahezu kreisförmig«, doch glaubt LEHMANN (1904, S. 33) »in einzelnen Fällen deutlich beobachtet zu haben, daß er in Wirklichkeit sechseckig ist, daß somit die Kristalle wahrscheinlich als sehr steile hexagonale Pyramiden zu betrachten sind. Zuweilen wurden freilich bei den auf der Basis stehenden Kristallen am Rande vier (nicht sechs) helle Felder beobachtet, was darauf schließen ließe, daß das System das tetragonale ist«. Die Frage nach dem Kristallsystem ist für uns von untergeordneter Bedeutung. Wichtig ist LEHMANNS Angabe (1895, S. 91—96), daß nach Zerdrückung eines größeren Kristalls von ölsaurem Kali, das sich aus einer alkoholischen Lösung als weiche, tetragonale Kristalle mit gerundeten Flächen abgeschieden hatte, die Teile regelmäßige Form annehmen, ein »Ausheilen ohne Vermittlung des Lösungsmittels« stattfindet.

»Treffen zwei Kristalle der fließend kristallinischen Modifikation von p-Azoxybenzoesäureäthylester unter nahezu rechtem Winkel zusammen, so wird infolge der Ungleichheit der Kräfte zu beiden Seiten der Vereinigungsstelle immer noch Drehung bis zu übereinstimmender Orientierung herbeigeführt, so daß Zusammenfließen zu einem einheitlichen Kristall erfolgt. Treffen sich indes die Kristalle genau unter rechtem Winkel, so fließen sie zwar ebenfalls zusammen, doch wird die Struktur nicht einheitlich, sondern es entsteht ein Zwilling oder Durchkreuzungszwilling.« »In gleicher Weise entstehen auch beim ölsauren Ammoniak leicht Zwillinge (Fig. 42) oder Durchkreuzungszwillinge.« (LEHMANN, 1904, S. 39.)

Teilweise der Oberflächenspannung unterworfen, ohne daß diese ihre spezifische Formbildung zur Kugel zu deformieren imstande wäre, sind auch Embryonalstadien, die bereits Organe anzulegen beginnen, ferner Protozoen und alle jene niederen Metazoen, die keine festen Stützsubstanzen als integrierende Körperbestandteile entwickeln.

Bei Zerstückelung sind die Teilstücke zunächst einer gewissen Abrundung fähig, nehmen jedoch allmählich, und zwar, wie besonders betont werden muß, ohne daß Nahrung zu Gebote stehen müßte, wieder die spezifische Form an (wobei mitotische Kernteilungen nicht nachgewiesen worden sind).

Diese von MORGAN als »Morphallaxis« bezeichnete Erscheinung unterscheidet sich dadurch von dem analogen Verhalten der »fließenden« Kristalle, daß die Wiederherstellung der Form eine meßbare Zeit erfordert, während die fließenden Kristalle mit fast sofortiger

Formregulation reagieren. Wir werden kaum fehlgehen, wenn wir diesen Unterschied darauf zurückführen, daß in den Kristallen infolge der Homogenität jedes Teilchen an einer beliebigen Stelle zur Wiederherstellung der Form verwendet werden kann, während bei den inhomogenen Organismen verschiedene Teilchen nur an bestimmten Stellen zur Verwendung gelangen können. Auch mag bereits der noch weniger flüssige (zähere) Aggregatzustand rasche Umlagerungen verhindern.

Bekanntlich befindet sich das lebende Plasma in einem sogenannten kolloidalen Aggregatzustande, den man ehedem für dem kristallinischen entgegengesetzt hielt, bis es Hofmeister gelang, den Nachweis der Kristallisierbarkeit von Eiweißkörpern zu erbringen. Diese Kristalle haben die Eigenschaft der Quellbarkeit, d. h. unter Wasseraufnahme ihr Volumen zu vergrößern, ohne ihre Form aufzugeben. Da das lebende Plasma in einem ähnlichen quellbaren Zustande sich befindet, so schien mir die Frage interessant, ob aus Versuchen an Eiweißkristallen eine weitere Annäherung an die Erscheinung der »Morphallaxis« bei Kristallen herbeigeführt werden kann (Przibram, 1904, S. 580).

Hämoglobinkristalle aus Pferdeblut, nach der Methode von Micko dargestellt, ergaben ein ausgezeichnetes Versuchsmaterial. Dieselben bilden makroskopisch sichtbare, weingelbe, rhombenförmige dünne Plättchen, die nach Lang dem rhombischen Systeme angehören. Einige Kristalle wurden in ihrer Nährlösung auf einen Objektträger gebracht, durch Druck des Deckgläschens zersprengt und so lange der Wassereinwirkung ausgesetzt, bis die anfangs bloß gequollen-abgerundeten Sprengstücke eine Auflösung ihrer Ecken erlitten und endlich nur mehr rundliche Stücke des ehemals vollkommen rhombischen Kristalls übrig blieben. Erst während vorschreitender Auflösung wurde wieder Nährlösung substituiert, indem das Wasser auf der einen Seite der Flüssigkeitsansammlung mittels eines Fließpapierstreifens entfernt, auf der andern mit der Pipette ein Tropfen Hämoglobinlösung zugesetzt wurde. Die ununterbrochene mikroskopische Beobachtung ergab folgendes (Fig. 8): der Torso begann sich von zwei gegenüberliegenden Seiten her mit Rhombenflächen zu umkleiden; im Innern des Kristalls waren unterdessen Flüssigkeitsbewegungen sichtbar, und die neugebildeten Teile zeichneten sich durch hellere Farbe vor dem ursprünglichen Stammstücke aus. Für die Lage des letzteren gaben die vorkommenden kleinen, kugelförmigen Einschlüsse willkommene Marken ab. Bei fortschreitender

Restitution der äußeren Form waren an Stelle der zwei noch unfertigen Ecken konvexe (tropfenartige) Vorwölbungen sichtbar, bis dieselben bei Vervollständigung der rhombischen Gestalt auch scharfen Ecken Platz machten. Im Laufe der Formrestitution hatte sich der Kristall im ganzen ein wenig vergrößert und man hätte daher glauben können, daß es sich hier einfach um eine Regeneration der Ecken handelt. Nun ist aber (wie bereits oben erwähnt) die Färbung der neugebildeten Substanz eine hellere und man sieht noch nach der Vollendung der Rhombusgestalt den alten Kristallanteil innerhalb der neuen rhombischen Umgrenzung liegen. Aber auch dieser dunklere Teil besitzt nunmehr eine rhombische Form[1])!

Zur Umformung des Torso in einen Rhombus waren in diesem besonderen Falle 1 Stunde 20 Minuten gebraucht worden; diese quellbaren Kristalle nehmen also keine sofortige Formregulation mehr vor, sind aber imstande unter Zeitverbrauch eine Umlagerung ihrer Teilchen zu einer Ganzbildung zu bewerkstelligen.

Daß sie während dieser Umformung bei Anwesenheit von Nährlösung außerdem noch wachsen, erhöht noch ihre Ähnlichkeit mit den der Morphallaxis fähigen Tieren (vgl. z. B. Planarien, Morgan).

Die Fähigkeit, unter Ausbildung einer einheitlichen Achse, wie die oben erwähnten »fließenden« Kristalle, zu verschmelzen, ist auch bei Organismen (*Hydra*, Seeigeleier) beobachtet worden und wieder ist Bedingung die Möglichkeit, die Achsen parallel zu stellen; sonst erfolgen verschieden orientierte »Verwachsungszwillinge«.

Systeme, die feste, unauflösliche und unverschiebbare Teile enthalten, können die Forderung einer Rückkehr eines Teiles in den vorhergegangenen Formzustand nur dann erfüllen, wenn ihnen zugleich eine Massenzunahme ermöglicht wird. Sie erfüllen dann auch die Forderung der Wiederherstellung der Masse (vgl. S. 22, IV α, β).

Diese Erscheinung der »Regeneration s. str.« ist viel länger als die bisher besprochenen Vorgänge bekannt: bereits im Altertum wußte man von der Wiedererzeugung abgebrochener Eidechsenschwänze u. ä.

Am Ende des 18. Jahrhunderts wurden zahlreiche hierhergehörige Fälle experimentell untersucht, und am Ende des 19. Jahrhunderts ist beim Wiedererwachen des Interesses an der Ent-

[1]) Die Ursache der dunkleren Färbung des alten Kristalls ist entweder in der verschiedenen Kristallisationsgeschwindigkeit (verschiedene Dichte) oder, einer gelegentlichen Mutmaßung Hofmeisters zufolge, auf einen verschiedenen Reductionszustand des Hämoglobins zurückzuführen. Prz., 1904, S. 581.

wicklungsmechanik eine gewaltige Literatur über die Regeneration im Tierreiche entstanden (vgl. PRZIBRAM, 1902); auch ist einiges im Pflanzenreiche bekannt geworden (vgl. GOEBEL, 1905).

Die ähnliche Erscheinung bei den starren Kristallen scheint zuerst von JORDAN (1842) untersucht worden zu sein; PASTEUR (1856) schreibt den Kristallen ein allgemeines Ergänzungsbestreben zu; weiterhin haben sich vornehmlich LOIR (1863—1881), RAUBER (1895—1901) und SPEZIA (1898—1905) experimentell hiermit beschäftigt[1].

Die Regeneration verstümmelter, fester Kristalle findet nur bei Einbringung derselben in eine Nährlösung statt: die Ursache hierfür liegt in der Unmöglichkeit zu einer Umordnung oder Angliederung von Teilchen im festen Aggregatzustande.

Hierin findet auch die vielgerühmte Unterscheidung des appositionellen Wachstums der Kristalle und des intussusceptionellen der Organismen ihre Aufklärung[2]. Neuerdings ist es übrigens von L. WULFF bezweifelt worden, ob die starren Kristalle nur durch Juxtaposition neuer Moleküle wachsen. Erscheinen mir dessen Gründe nicht stichhaltig, so kann doch anderseits kaum bezweifelt werden, daß bei den Kristallen mehr oder weniger flüssigen Aggregatzustandes für die Annnahme einer Intussusception keine Schwierigkeit vorliegt. Auch noch (oder vielleicht gerade) bei den quellbaren Kristallen ist mit der Aufnahme von Wasser ins Innere die Möglichkeit intussusceptionellen Wachstums gegeben. Das Auftreten von geschwungenen Linien bei der Regeneration von Hämoglobinkristallen (PRZIBRAM, 1904, S. 580, Fig. 7) und die im Inneren solcher Kristalle zu beobachtenden Flüssigkeitsbewegungen (das. S. 581) scheinen mir hierfür zu sprechen. Da wir bei den Organismen nirgends ausschließlich feste Teile wahrnehmen, kann das

---

[1]) 1899 schrieb ich (S. 186): »Schließlich möchte ich noch auf die außerordentliche Ähnlichkeit zwischen der Regeneration der Tiere (und Pflanzen) und derjenigen der Kristalle (RAUBER: Die Regeneration der Kristalle, Leipzig, I. 1895, II. 1896) hinweisen, die nicht nur in der Erscheinung selbst, sondern, auch in den Größenverhältnissen, Wachstumsgeschwindigkeiten, Wucherungsflächen mit Doppelbildungen und vorzeitigen Abschlüssen, Orientierung nach verschiedenen Achsen (Polarität), Anpassung an künstliche Formen, Beschleunigung durch Wärmezunahme u. a. m. zutage tritt und der alten Hoffnung, den Mechanismus der Evolutions- und Regenerationserscheinungen auf nicht allzu komplizierte physikalische Verhältnisse zurückführen zu können, neue Nahrung zuführt.«

[2]) Vgl. VERWORN, 1901, S. 124.

Vorwiegen der Intussusception nicht sonderbar erscheinen: unsre Auffassung wird durch das appositionelle Wachstum solcher Organe, die fest sind (Knochen, Schalen), bestätigt.

Die Regenerationsfähigkeit der Kristalle können wir in zwei Faktoren zerlegen: 1) Die Fähigkeit, aus Nährlösung Moleküle anzuziehen, und zwar nach verschiedenen Richtungen verschieden, derart, daß eine Vergrößerung seiner Form zustande kommt, d. i. das Wachstum. 2) Die Fähigkeit, vorzugsweise an jenen Stellen, wo eine Verletzung stattgefunden, neue Substanz anzulagern.

Der erste Punkt entspricht der von Lehmann (1904, S. 182) gegebenen Definition des Kristalls: »Ein Kristall ist ein anisotroper Körper, welcher in seiner Lösung zu wachsen vermag« oder genauer, da bei dem Wachsen des Kristalls die neu sich ansetzenden Schichten in genau derselben Weise anisotrop sind wie der wachsende Kern, »welcher molekulare Richtkraft auszuüben vermag«. Er braucht daher hier, wo es sich um die Regeneration handelt, nicht weiter analysiert zu werden[1]).

Die Wesensgleichheit der regenerativen Ausheilung von Kristallen mit dem normalen Wachstum derselben hat Spezia durch Versuche am Quarz erwiesen: wurde ein Quarzkristall oder ein quadrantförmiger Sektor eines solchen am Rande eingekerbt und zwar so, daß manche Kerben in der Richtung der längsten (Haupt-) Achse des Kristalls verliefen, andre senkrecht darauf und weitere in Zwischenlagen, so wurden die senkrecht auf die Hauptachse am raschesten ausgefüllt, weil eben das Wachstum des Kristalls in der Richtung der Hauptachse am größten ist, die parallel zur Hauptachse am langsamsten und die Zwischenlagen in entsprechenden Zwischenzeiten ausgeheilt.

Über das vorzugsweise Wachstum des Regenerates liegen mehrere Angaben vor. Jordans (1842) Versuche am Kali- und Chromalaun ergaben bereits, daß das Wachstum vorzugsweise in der Verstümmelungsrichtung vor sich geht, daß eine Verkleinerung des Kristalls nach Spaltungsrichtungen nicht als Verstümmelung gilt und daß mögliche Kristallflächen (hier Hexaeder) langsamer ausgeheilt werden als Abbruch u. ä.

Das gleiche beobachtete Rauber. Loir (1881) hat die größere Gewichtszunahme eines regenerierenden Kalialaunkristalls (in

[1]) Vgl. S. 224 Note 1. Später wird gelegentlich der »Spezifität« noch darauf zurückgekommen werden.

Chromalaun-, oder Kalialaunlösung) festgestellt, sowohl wenn derselbe mit einem ganzen in demselben Gefäße oder jeder einzeln in gleichem Volumen Nährlösung gezogen wurde. Er fand auch (wie er erwartet hatte), daß kubischer Alaun (der durch Zusatz von Kalium- oder Natriumkarbonat aus oktaedrischem erhalten wird) zugleich mit einem Oktaeder in gewöhnliche (okt.) Lösung gebracht, in der gleichen Zeit mehr zunahm als dieser letztere[1]), weil er als ein nach den Hexaederflächen abgestumpftes Oktaeder aufzufassen ist. Umgekehrt wuchs das Oktaeder in kubischer Lösung stärker an Gewicht an.

Bei Untersuchungen an Rechtsweinsäurekristallen fand ich (1904, S. 577), daß ein senkrecht zur elektrischen Achse halbierter Kristall in der gleichen Flüssigkeitsmenge und in derselben Zeit (sowie unter sonst gleichen andern Bedingungen) in der Richtung der Hauptachse etwa doppelt so viel zunahm, als ein unverletzter. Die Hälften eines Kristalls wogen bei Beginn des Versuches 0,499 bzw. 0,608 g (also zusammen 1,107 g)[2]), ein (andrer) ganzer Kristall 0,975 g; bei Beendigung des Versuches wogen die aus den Hälften regenerierten Kristalle 5,405 bzw. 4,298 g, der ganze 4,658 g. Sehr auffallend ist die vorzugsweise Zunahme von Hämoglobinkristallen an Verletzungsstellen: bei der Raschheit des Reparationsprozesses ist oft eine sonstige Größenzunahme gar nicht wahrnehmbar (vgl. Przibram, 1904, S. 580, Fig. 7).

Worauf ist die größere Wachstumsgeschwindigkeit in der Verletzungsrichtung zurückzuführen? Jordan (S. 54) hat zutreffend ausgeführt, »daß die Anziehung der Masse nicht die Ursache der Ergänzung sein kann, da dieselbe in der Richtung des Verlustes am schwächsten sein würde. Ebensowenig wird der Verlust durch eine gleichmäßige Aggregation der aus der Auflösung kristallisierenden Substanz um die Flächen des verstümmelten Kristalls ersetzt; in den meisten Fällen würde im Gegenteil bei einer gleichmäßigen Ablagerung neuer kristallinischer Schichten auf sämtliche, die Verstümmelungs- sowohl als die normalen Flächen, die der Ver-

---

[1]) Loir teilt folgende Zahlen mit: a) kub. Kristall 0,15 g, Oktaeder 1,4 g; am Ende des Versuches k. K. 0,46 g [3fache Zunahme], O. K. 1,8 g [Zunahme um 1/3]. b) k. K. 3,1 g, O. K. 0,25 g, nach 6 Wochen k. K. 10,2 g, O. K. 0,31 g. Es handelt sich demnach nicht um gleich große Kristalle der beiden Arten, was die Vergleichung nicht einwandfrei erscheinen läßt.

[2]) In der zitierten Arbeit (Przibram, 1904, S. 577) ist ein Druckfehler zu verbessern: 1,107 an Stelle von 11,07 zu setzen.

stümmelungsfläche entsprechende Fläche, in gleichem Maße wie die übrigen Flächen größer werden.« »Auch kommt die Ergänzung nicht zustande durch eine nach atomistischer Naturansicht gedachte Anziehung gleichartiger Flächen, denn die Anziehung war viel stärker gegen Bruchflächen als gegen Spaltungsflächen.« »Die Zahl der Berührungspunkte endlich, welche sich auf einer Bruchfläche in größerem Maße der kristallisierenden Substanz darbietet, als auf einer Kristallfläche von gleichem Umfang, kann die Ergänzung nicht erklären, da dieselbe ebensogut von statten geht, wenn die Verstümmelungsfläche weit vollkommener geebnet wurde[1]) als die Kristallflächen es sind.«

Eine Aufklärung erhalten wir jedoch durch die Anwendung des bereits einmal gelegentlich der Besprechung der Flüssigkeitstropfen herangezogenen Satzes der kleinsten Oberfläche: die allgemeine Begründung und die theoretische Anwendung auf die Kristalle gibt P. Curie (1885) mit folgenden Worten[2]):

»Das, was wir gleich sagen werden, kann nicht nur bei Flüssigkeiten allein, sondern auch bei jedem andern Körper, der sich deformieren kann, ohne seine Natur und sein Volum zu ändern, angewandt werden.

»Wenn ein derartiger Körper gegeben ist, und man keine äußeren Kräfte außer den Capillarkräften in Betracht zieht, so ist seine innere Energie konstant für alle gleichen Volumelemente, die genügend von der Oberfläche entfernt sind; anderseits existiert an der Oberfläche eine sehr dünne Übergangsschicht; die Volumelemente dieser Schicht haben eine mittlere Energie, welche sich merklich von derjenigen der inneren unterscheidet. Darum ist ein Teil der gesamten Energie proportional dem Volumen, der andre der Übergangsschicht, d. h. der Oberfläche.

»Wenn der Körper sich deformiert, bleibt die Energie des Volumens konstant, und die Energie verändert sich proportional der Oberfläche.

»Die Capillaritätskonstante k, die für die Grenzfläche zweier Medien charakteristisch ist, stellt die Energie dar, welche verbraucht werden muß, um die Grenzfläche um eine Einheit zu vergrößern.

»Wenn der Körper allen andern Kräften außer den Capillarkräften entzogen ist, so strebt die Trennungsfläche, weil die Energie

1) Mittels Feile und eines mit heißem Wasser befeuchteten Pinsels.

2) Übersetzung nach G. Wulff, 1901, S. 512.

des Systems einem Minimum zustrebt, möglichst klein zu werden, und der Körper nimmt die sphärische Form an.

»Wenn mehrere Trennungsflächen s_1, s_2, s_3 ... den Körper begrenzen, deren Capillaritätskonstanten k_1, k_2, k_3 ... sind, so wird die stabile Form eine solche sein, bei welcher die Summe $s_1 k_1 + s_2 k_2 + s_3 k_3$ ... ihren kleinsten Wert erreicht.

»Jetzt wollen wir einen Kristall in seiner gesättigten Mutterlauge betrachten und annehmen, daß einige Teile sich ablagern; der Kristall wird sich deformieren, während weder er selbst noch die Mutterlauge ihre Natur und ihr Volumen ändern. Wenn man die sehr geringe Wirkung der Schwerkraft unberücksichtigt läßt, so wird sich nur die Energie der Grenzfläche des Kristalls und seiner Mutterlauge ändern und stabiles Gleichgewicht wird eintreten für diejenige Form, in welcher die Summe der Energie an der Oberfläche die kleinste sein wird.

»Jeder Fläche muß eine Capillaritätskonstante entsprechen, da im entgegengesetzten Falle der Kristall in der Mutterlauge eine sphärische Form anzunehmen bestrebt sein würde.

»Die vorherrschende Form muß aus solchen Flächen bestehen, in welcher die Capillaritätskonstante die kleinste Größe ist.

»Wenn der Kristall sich in einer gesättigten Lösung bei konstanter Temperatur befindet, so ist es klar, daß er seine Form nicht verändern wird, wenn dieselbe die beständige ist. Wenn sie jedoch der Bedingung der Beständigkeit nicht entspricht, wird sie sich alsdann selbst deformieren? Dieses ist wahrscheinlich, kann jedoch nur durch eine Erfahrung nachgewiesen werden.

»Der Kristall strebt gewiß eine Form anzunehmen, welche dem Minimum der Energie entspricht, und wird alle sich ihm dazu bietenden Umstände ausnützen; wir können jedoch nicht behaupten, daß er imstande sei, dies in seiner Mutterlauge zu erreichen.«

Nach dieser Anschauung stellt die Kristallform einen Gleichgewichtszustand zwischen der anisotropen Richtkraft und der Abrundung anstrebenden Oberflächenspannung dar. Wird ein Kristall verletzt, so wird dieses Gleichgewicht gestört: der Kristall müßte so lange eine Deformation erleiden, bis wieder Gleichgewicht hergestellt ist, d. h. mit dem verfügbaren Material wieder die der ursprünglichen proportionale, aber verkleinerte Kristallform hergestellt ist, wenn ihm keine Massenzunahme aus der Nährlösung möglich ist.

Bekanntlich geht das Wachstum von Kristallen gewöhnlich bloß in übersättigter Lösung vor sich: alle bisher angeführten Ver-

suche über Kristallregeneration beziehen sich auch auf diesen Fall. Die Kristalle werden in offenen Gefäßen in gesättigter Nährlösung aufgestellt und mit der fortschreitenden Verdunstung gelangt das neue Material am Kristall zur Abscheidung. Zum Beweise der Richtigkeit der CURIEschen Theorie können Versuche dienen, die ich in den Jahren 1901 bis 1904 ausgeführt habe. Die Frage, die ich mir gestellt hatte, lautete, »ob ein starrer Kristall, der sich in einer vor dem Verdunsten geschützten Nährlösung befindet, seine Form nach Verletzung wiederherzustellen imstande ist« (1904, S. 577). Die Antwort fiel in bejahendem Sinne aus: »Es gelangten Kalialaunkristalle zur Verwendung. Aus diesen Oktaedern wurde mit einer Laubsäge ein keilförmiges Stück ausgesägt oder dieselben wurden halbiert. Die so erhaltenen verletzten Kalialaunkristalle wurden, je einer in einem Glase, an der Unterseite des dasselbe verschließenden Korkstöpsels mittels einer Metallklammer aufgehängt, nachdem das Glas entweder mit konzentrierter Kalialaunlösung oder Chromalaunlösung so weit gefüllt worden war, daß der eintauchende Kristall allseitig von der Flüssigkeit umgeben wurde. Der Stöpsel war von einer Glasröhre durchbohrt, durch welche das zum Verschlusse (gegen die Verdunstung) dienende Vaselineöl oder Provenceröl nach Einhängung des Kristalls aufgegossen wurde (Fig. 4). Das Röhrchen wurde dann durch einen Kittpfropfen verschlossen.

Die Gläser wurden hierauf in einer erschütterungsfreien, dunklen Cisterne mit einer fast genau konstanten Temperatur von 12° C und vollständigen Dunstsättigung einige Monate stehen gelassen. In den meisten Fällen war bei Abbruch der Versuche keine Gewichtszunahme, ja sogar geringe Gewichtsabnahme[1]) zu konstatieren. »Alle Kristalle weisen eine mehr oder weniger vorgeschrittene Wiederherstellung der Oktaederform auf. Es ist deutlich zu bemerken, daß die Restitution der Kristallform durch Ablösung von Teilchen der unverletzten Kristallflächen (Abrundung von Ecken, Lösungsdreiecke auf den Flächen) und Ablagerung an der verletzten Stelle (Wucherungsfiguren) geschehen ist (Fig. 5).«

»Am deutlichsten zeigt sich dies bei den in Chromalaun zur Wiederherstellung ihrer Form eingehängten Kalialaunkristallen, da die neuangelagerte Substanz natürlicherweise größtenteils aus Chromalaun besteht, der durch seine violette Färbung von dem farblosen Kalialaun sich deutlich abhebt (Fig. 6).«

[1]) Wie sich herausstellte, wahrscheinlich infolge, wenn auch geringer, Löslichkeit der Alaune in dem Verschlußöle.

Die starren Kristalle bedürfen also zur Ausheilung zwar der Anwesenheit der Nährlösung, brauchen jedoch keine Massenzunahme bei dem Regenerationsprozesse zu erfahren, was eintritt, wenn statt übersättigter einfach gesättigte Lösung geboten wird[1]).

Werden Kristalle in nicht ganz gesättigter Lösung vor dem Verdunsten geschützt, so beginnt die Flüssigkeit an ihnen zu zehren: ihre Ecken werden abgerundet und die Flächen angegriffen. Tritt für den betreffenden Stoff Sättigung ein, ehe der Kristall vollständig aufgelöst ist, so restituiert der Rest des Kristalles sich der Form nach wieder zu einem ganzen Kristall, was ich an Rechtsweinsäurekristallen fand (1904, S. 578).

Pfaundler hat bereits 1869 gelegentlich der Aufstellung einer neuen Theorie der Regelation des Eises (welche Erscheinung sich in gewissem Grade vom Druck unabhängig zeigte) Anschauungen geäußert [S. 205], die durch meine Versuche vollständig bestätigt werden: »Eine mit der Regelation des Eises sehr analoge, und wie ich überzeugt bin, auf derselben Ursache beruhende Erscheinung beobachtet man, wenn ein kristallinischer Körper längere Zeit bei konstanter Temperatur in seiner gesättigten Mutterlauge verweilt. So z. B. verwandelt sich ein in gesättigter Alaunlösung befindliches Alaunpulver nach und nach vollständig in größere Alaunkristalle, welche den Rest des Pulvers zusammenkitten. Man könnte hier einwerfen, daß die geringen unvermeidlichen Temperaturschwankungen, welche abwechselnd zur Lösung und Kristallisierung kleiner Mengen Anlaß geben, hierfür einen genügenden Erklärungsgrund bieten. Obwohl ich nun bisher keine quantitativen Versuche in dieser Richtung angestellt habe, erlaube ich mir dennoch, durch eine flüchtige Rechnung zu zeigen, daß letztere Erklärung allein nicht ausreichen dürfte. Setzen wir den Fall, man gebe in eine verschlossene Flasche 100 g Wasser nebst 109,5 g gestoßenen Alauns und setze dieselbe an einen Ort, wo die Temperatur nur 1° C. um die Mitteltemperatur von 10° C. schwankt. Es trete täglich ein Maximum und ein Minimum der Temperatur ein. Bei 10° C. lösen sich in 100 Teilen Wasser 9,5 Teile Alaun, es bleiben sohin 100 g Alaun ungelöst. Steigt die Temperatur um 1°, so erhöht sich die Löslichkeit um 0,56%, also können sich per Tag höchstens 0,56 g, also in 100 Tagen 56 g Alaun auflösen. Die infolge der Temperaturschwankungen neugebildeten Kristalle

[1]) Lehmann hat dies geahnt (1904, S. 108): »Vermutlich tritt das Ausheilen nicht nur in übersättigter Lösung, sondern auch einfach in gesättigter Lösung ein.«

können also höchstens 56 g wiegen, es müßten also mindestens 44 g Alaun in gestoßener Form zurückbleiben. Da die Wiederauflösung immer auch zum Teil die neugebildeten Kristalle trifft, und sich kaum die ganze Flüssigkeitsmenge vollständig sättigen wird, so würde diese rückbleibende Menge am Ende der 100 Tage eher noch größer ausfallen müssen. Nun beobachtet man aber, daß die neugebildeten Kristalle in viel kürzerer Zeit weit mehr als die Hälfte der ganzen Alaunmasse ausmachen. Es muß also neben der durch die Temperaturschwankungen eingeleiteten Ursache des Auskristallisierens noch eine andre, den letzteren unterstützende Ursache vorhanden sein. Es ist dies die durch die ungleiche Molekültemperatur zugleich und in gleicher Größe veranlaßte Auflösung und Kristallisierung.« Diese ungleiche Molekültemperatur ist gleichzusetzen den ungleichen lebendigen Kräften, die im Kristalle nach verschiedenen Richtungen auftreten.

Nachdem von Handl dieselben Beobachtungen und Ansichten ohne Kenntnis der Pfaundlerschen Arbeit 1872 publiziert worden waren, faßt Pfaundler 1875 seine Ansicht über den Zustand der Kristalle in gesättigter Lösung zusammen [S. 62]: »Der Kristall ändert sein Gewicht nicht, sobald in gleichen Zeiten ebensoviele Moleküle abgerissen werden, als haften bleiben. Das Gleichgewicht des Kristalls in seiner gesättigten Lösung ist also kein statisches, sondern ein dynamisches. Es bleibt nicht deshalb sein Gewicht unverändert, weil keine Abtrennungen und Ankristallisierungen vorkommen, sondern weil sich diese Vorgänge das Gleichgewicht halten« [S. 63]. »Es konservieren sich also und auch reparieren sich jene Flächen des Kristalls auf Kosten andrer, welche die günstigsten Bedingungen zum Widerstand gegen die anstürmenden Moleküle besitzen.«

Kehren wir nun zu den verletzten Kristallen in einer übersättigten Lösung (dem gewöhnlichen Regenerationsfall) zurück, so haben wir hierfür die Einsicht gewonnen, daß der Kristall auch ohne Massenzunahme seine Gestalt verändern und zwar in der Verletzungsrichtung auf Kosten der andern Teile Material ansetzen würde. Da er jedoch neues Material zugeführt erhält, so wird er imstande sein, seine Form und die Größe der andern Teile aufrecht zu erhalten oder selbst zu wachsen. In der Verletzungsrichtung wird sich die Richtkraft des Kristalles in dem Maße stärker betätigen können, als die betreffende Bruchfläche von der entsprechenden Kristallfläche, die mit der Oberflächenspannung im Gleichgewicht stünde, weiter entfernt ist.

Analog unserm Vorgehen bei den Kristallen zerlegen wir die Regenerationsfähigkeit der Organismen in zwei Faktoren: 1) Die Fähigkeit, aus der Nahrung (die, falls sie nicht bereits flüssig ist, vom Organismus zunächst verflüssigt oder mindestens zu einer Emulsion verarbeitet wird) einen Massenzuwachs ihrer eignen Form, die nach verschiedenen Richtungen durch das Auftreten chemisch-verschiedener Teile (Organe) differenziert erscheint, zu erfahren, und 2) wieder das vorzugsweise Wachstum in der Verletzungsrichtung. Der erste Punkt enthält wieder die Definition des Organismus als eines mit Organen und Wachstum ausgestatteten Systems.

Der Unterschied gegenüber den Kristallen ist in der Zusammensetzung aus Organen gegeben; die Anwesenheit mehrerer wirkungsfähiger chemischer Bestandteile bringt das eigentümliche dynamische Gleichgewicht der Organismen mit sich.

Das Wachstum der Organismen kann in drei Vorgänge zerlegt werden (Davenport, 1899, S. 290):

»Wachstum ist Zunahme an Größe und kann aus der Vermehrung entweder der geformten Substanz durch Secretion oder des Plasma durch Assimilation, oder des Enchylemas (Zellsaftes) durch Imbibition erfolgen.« Die Zunahme der geformten (festen) Substanz ist keine selbsttätige (falls es sich nicht etwa zufällig um kristallinische Niederschläge handelt), die Imbibitionsfähigkeit wird, wie wir gesehen haben, als eine Folge des Aggregatzustandes auch von Eiweißkristallen geteilt, als charakteristische Wachstumsform des »Lebens« bleibt die Assimilation übrig. Dieselbe besteht darin, daß die verschiedenen chemischen Plasmen aus einer (eventuell einheitlichen) Nahrung ihre eigne Substanz zu bilden imstande sind. Es ist einleuchtend, daß organisierten Systemen keine Nahrung dargeboten werden kann, die die verschiedenen Stoffe fertig und für die betreffende Formbildung in richtiger Lokalisation zueinander enthalten könnte — es sei denn, daß man die Verschmelzung zweier Individuen zu einem einheitlichen als Nahrungsaufnahme betrachten wollte — hier ist dann aber auch ein Wachstum ohne vorhergehende Assimilation möglich. Bei den gewöhnlichen Ernährungsvorgängen werden gemischte Stoffe geboten, die selbst nur Teile der Plasmastoffe enthalten. Zum Wachstum muß daher das Plasma zunächst eine Elektion der verwendbaren Stoffe, sodann den Aufbau derselben zu der ihm gleichen Substanz vornehmen.

Die aus einer einheitlichen Lösung ihrer eignen Substanz wachsenden Kristalle können natürlich keine Elektion vornehmen; eine größere

Leistung ist es bereits, wenn aus einer Mischung verschiedener Stoffe bloß die isomorphen von einem Kristalle zum Wachstum verwendet werden; endlich ist jedoch in besonderen Fällen der Kristall imstande, aus andern chemischen Verbindungen die ihm notwendigen Stoffe zu ziehen und in der ihm eignen Verbindung sich anzulagern. OSTWALD (1896—1902, S. 766) schreibt: »Etwas verwickelter als in den andern Fällen zeigen sich die Erscheinungen am Chromalaun. Bekanntlich verändern frische Lösungen dieses Salzes ihre Farbe, indem sie grüner werden. Beim Erhitzen bis zum Sieden werden sie völlig grün, und diese Farbe wird beim Aufbewahren bei gewöhnlicher Temperatur wieder blauer. Die Vorgänge rühren daher, daß sich in der Lösung eine gewisse Menge eines grün gefärbten Salzes einer komplexen Chromschwefelsäure bildet, welche mit steigender Temperatur zunimmt; die Umwandlung vor- und rückwärts beansprucht bei gewöhnlicher Temperatur Tage und Wochen.

»Wird die grüne Lösung bei niedriger Temperatur eingedampft, ohne daß Alaunkeime dazukommen, so verwandelt sie sich in einen grünen Firnis, der wohl wesentlich aus dem komplexen Salze besteht. Läßt man sie dagegen bei Gegenwart eines Keimes eindunsten, so geht sie vollständig in Kristalle des violetten Keimes über.« »Letztere Erscheinung erklärt sich leicht, da durch die Ausscheidung des festen Salzes das Gleichgewicht in der Lösung in solchem Sinne verschoben wird, daß sich ein Teil des komplexen Salzes in das gewöhnliche umwandeln muß; dies setzt sich bis zur vollständigen Umwandlung in dem Maße fort, als die Menge der Lösung geringer wird.«

Immerhin wird hier die Leistung des assimilierenden Plasmas noch nicht erreicht, weil ja der gewonnene Stoff nicht erst einer Synthese unterworfen wird. Doch läßt sich auch diese weitere Annäherung durch eine entsprechende Versuchsanordnung voraussichtlich erreichen: In einer konzentrierten Lösung befänden sich die zwei Salze a-bc und de-f, von welchen die Ionen bc und de die Fähigkeit zusammenzutreten besitzen sollen. Es werden dann in der Lösung vorhanden sein: die freien Ionen a, bc, de und f, die Salze abc, def und die Verbindung bcde in einem bestimmten Gleichgewichtsverhältnisse.

Wird nun ein Kristall der Verbindung bcde hinzugefügt, so wird derselbe zunächst die Phase bcde sich angliedern, das Gleichgewicht wird gestört, bc und de in entsprechendem Maße aus den freien Ionen wieder zusammentreten und aus den Verbindungen abc und def wieder gespalten werden, die neuentstandenen Moleküle

bcde werden wieder dem Kristall angelagert und der Prozeß wird bis zur Erschöpfung dieser Verbindung (bei fortschreitender Verdunstung) vor sich gehen müssen[1]).

Auf diese Art erhalten wir ein Bild, das der organischen Assimilation sogar in der gleichzeitigen Bildung von Abfallsprodukten gleicht (die übrig bleibenden a, f und falls diese zu einer Verbindung zusammentreten können, auch af). Daß das assimilierende Plasma die Fähigkeit besitzt, die assimilierte Substanz sich in einer solchen Weise anzugliedern, daß eine proportionale Vergrößerung der Form resultiert, tritt bei den Protozoen, bei einigen andern niederen Tieren und den Pflanzen deutlich zutage, während dies bei jenen Tieren, die eine Metamorphose durchmachen, zeitweilig verdunkelt erscheint[2]).

Indem wir eine weitere Analyse der formgebenden Richtkraft bei Organismen ebenso wie bei den Kristallen einer späteren Zeit vorbehalten, wenden wir uns zum zweiten Faktor der Regeneration, dem vorzugsweisen Wachstum nach der Verletzungsrichtung. Ich sehe keinen Grund, warum man hier nicht denselben Gedankengang wie bei den Kristallen einschlagen könnte, da ja das Curiesche Theorem allgemein ausgesprochen ist, ja wir haben sogar viel weniger Schwierigkeit, die Oberflächenspannung verantwortlich zu machen, weil das Bestehen derselben schon durch den »Turgor« der Pflanzen und Tiere (Loeb, 1891) angezeigt wird.

Der verletzte Organismus verliert den habituellen Turgor und erreicht denselben wieder bei der Regeneration[3]). Unsre Erklärung kommt der Hypothese des »Wegfallens des Wachstumswiderstandes« am nächsten, führt aber einen aufweisbaren, auch im Anorganischen wirksamen physikalischen Faktor ein.

Wo Regeneration der Organismen auftritt, machen wir also das

---

[1]) $\overset{a}{Cl_2}\underbrace{\overset{bc}{Na_2}+\overset{de}{Cl_2}}_{Na_2Cl_2}\overset{f}{Cu}$ stellt einen einfacheren Fall dieser Art vor; in der Tat begünstigt die Anwesenheit von Kupferchlorid die Bildung großer NaCl-Kristalle (Retgers, 1892, Doelter, S. 191). Mit Hatscheks Hypothese d. tier. Assimilationsvorgänge ließen sich diese Betrachtungen leicht in Einklang bringen.

[2]) Die Furchung und Eientwicklung, soweit keine Massenzunahme erfolgt, kann genau genommen nicht zu den »Wachstumsprozessen« gerechnet werden. — Die mitotische Kernteilung, eine Einrichtung der Organismen zur Verteilung von chemischen Substanzen in bestimmten Richtungen, ist keine allgemeine Begleiterscheinung organischen Wachstums und wird später zur Sprache kommen.

[3]) Die erstangelegten Regenerationsstadien und eventuell auch anliegende Partien (Femur von *Bacillus* - Godelmann) zeigen ihrer größeren Flüssigkeit halber rundere Formen.

normale Wachstum, verbunden mit einer Geschwindigkeitserhöhung, hierfür verantwortlich.

Das normale Wachstum der Organismen ist ein begrenztes; viele erreichen nur eine ganz bestimmte Größe und bleiben dann eine Zeitlang in einem Massenzustande stehen, in welchem der Abgang an abgenutzten Substanzen nur eben wieder ersetzt wird: die Wachstumsgeschwindigkeit ist dann eben eine der Abnutzungsgeschwindigkeit gleiche. Die bemerkbaren Prozesse werden seit langem als »physiologische Regeneration« bezeichnet. Allmählich gewinnt die Abnutzungsgeschwindigkeit die Oberhand, die Wachstumsgeschwindigkeit wird immer geringer, der Organismus »altert« und stirbt an Inanition.

Wenn unsre bisherige Analyse der Regeneration richtig ist, so muß bei Abnahme des normalen Wachstums auch die Regenerationsfähigkeit schwinden. Bekanntlich ist dies der Fall. Je älter ein Tier ist, desto schlechter ist es zu regenerieren imstande. Tiere, welche nach abgeschlossener Metamorphose nicht mehr fortwachsen, die Insekten, gehören als Imago zu den schlechtesten Regeneratoren.

Solche Teile, die nach der erstmaligen Anlage keinen durchgreifenden Stoffwechsel mehr erhalten [1]) (namentlich ganz verknöcherte Skelete bei Wirbeltieren), regenerieren nicht mehr, obzwar andre Teile desselben Gliedes fortwuchern können (ohne, der Stütze beraubt, feste Form anzunehmen; wo ein knorpeliges Vorstadium noch im Knochen erhalten, kann dieses vikariierend und formbildend eingreifen: Eidechsenschwanz, Extremitäten der Urodelen und mancher Anuren auf sehr jungen Stadien, vgl. Hertwigs Handb. d. Entw.-Gesch., IX. Lfg. 15. Kap. Braus, Entstehung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskeletes).

In andern Fällen scheint die Unmöglichkeit, eine erhöhte Wachstumsgeschwindigkeit zu entfalten, also das Wegfallen unsres zweiten Faktors, die Beschränkung der Regulationsfähigkeit herbeizuführen. Hierher mag die mechanische Verhinderung der Froscheier, deren eine Furchungszelle (des Zweizellenstadiums) durch Anstich getötet wurde, eine sofortige Regulation durchzuführen, gehören. Solchen »Hemiembryonen« vergleichbare Bildungen können auch an Kristallen erzielt werden, wenn die Verletzungsfläche durch ein mechanisches Hindernis am Weiterwachsen verhindert wird. Ich

[1]) Ich schließe mich also der Ansicht Brindleys an, daß bei den Insekten auch die weichen Teile ganz ausgetauscht werden.

habe an Rechtsweinsäurekristallen (Przibram, 1904, S. 576—577) Versuche angestellt: »Die Wiederherstellung der Form ist von der allseitigen Umspülung mit Flüssigkeit abhängig: durch Aufstellen zerschnittener Kristalle auf die Schnittfläche wird die Ergänzung an dieser Fläche unmöglich gemacht, so daß die Kristalle bei weiterem Wachstume nur halb ausgebildet werden. Es gelang nur dann, diese Kristalle in einer solchen Zwangslage zu erhalten, wenn die Zerteilung in (parallel) der elektrischen Achse erfolgte, wobei die schmalen Hälften bei der Operation entzweisprangen; an den freien Sprungflächen dieser Viertelkristalle wurde das zum Halbkristalle fehlende Viertel ergänzt (Fig. 1). Wurden die Kristalle hingegen senkrecht zur elektrischen Achse halbiert oder in mehrere (vier) Stücke geteilt, so fielen die gleich nach der Operation schwer auf die Schnittfläche zum Stehen zu bringenden Kristallstücke im Laufe des regenerativen Wachstums stets um und ergaben dann vollständig ausgebildete Kristalle (Fig. 2).« Hier sehen wir also einen äußerlichen Faktor über Halb- oder Ganzbildung entscheiden.

Das Auftreten der Postregeneration bei den Froscheiern weist auf das Erwachen der größeren Wachstumsgeschwindigkeit hin, nachdem durch Einbeziehung der zerfallenden Furchungszelle als Nahrung das mechanische Hindernis in Fortfall kam.

Weitere Beschränkungen der Regenerationsfähigkeit erwachsen aus dem Vorhandensein spezialisierter Organe bei Organismen: schon bei den Eiern (namentlich den »Mosaikeiern«) kann die vollständige Entfernung eines bestimmten Chemismus (roter Pigmentring des *Strongylocentrotus*, Dotterlappen der *Ilyanassa*, Crampton) die Unmöglichkeit der Wiederherstellung bedingen, wenn diese Chemismen nicht aus andern Stoffen des Organismus wieder entstehen können. Dasselbe gilt für spätere Stadien (z. B. Mesenchym beim Seestern, Driesch). Hierzu fehlt begreiflicherweise eine Analogie bei den Kristallen, weil sie aus einer homogenen[1]) Masse bestehen. Dem Wesen des Organismus als dynamisches Gleichgewichtssystem entspricht das weitere Regenerationshindernis der lebensgefährlichen Verletzung. Dieselbe läuft darauf hinaus, daß die Wachstumsgeschwindigkeit nicht genügend gesteigert werden kann, um das Entweichen notwendiger Chemismen zu verhindern (Verbluten) oder einsetzenden Dissimilationsprozessen erfolgreich entgegenzuarbeiten. Wenn z. B.

[1]) Hiermit soll nichts gegen ihre etwaige Zusammensetzung aus zwei verschiedenen Phasen (Quincke, Schroen) gesagt sein.

ein der Länge nach halbierter Regenwurm stets vor Regeneration eingeht (Weismann), obzwar er kleinere, herausgeschnittene Längsstücke wohl zu ersetzen imstande ist, also die seitliche Regenerationsfähigkeit ihm nicht fehlt.

Wenn wir einen tierischen Organismus (oder einen pflanzlichen) auf einer Stufe, wo derselbe aus Stücken noch zu regenerieren vermag, immer weiter und weiter teilen, so gelangen wir endlich an eine Grenze, an der die Regenerationsfähigkeit und mit ihr die dauernde Lebensfähigkeit erlischt.

Es sind die betreffenden Teilstücke für einige Tiere bestimmt worden, z. B. für das Infusor *Stentor* (Trompetertierchen). Lillie (1896) und Morgan (1901) fanden übereinstimmend, obzwar an verschieden großen Exemplaren operierend, daß dieselben dann nicht mehr vollständig zu regenerieren imstande sind (auch bei Anwesenheit eines Kernstücks), wenn sie in Kontraktion weniger als $80\,\mu$ ($= 8{,}10^{-2}$ mm) mittleren Durchmesser zeigten (also als Radius ihrer kugligen Masse etwa 0,04 mm zu betrachten wären) (vgl. Morgan, 1901, p. 56).

Ich möchte hervorheben, daß es sich bei diesen kleinsten rekonstruktionsfähigen Teilen nicht etwa um die lange gesuchten kleinsten »Lebenseinheiten« handeln kann, die Brücke als »Elementarorganismus«, Nägeli als »Micell«, Wiesner als »Plasom«, Weismann als »Biophor« u. a. unter andern schönen Namen postuliert haben. Solche Lebenseinheiten, aus welchen Kern und Plasma der Zelle aufgebaut sein sollen, sind praktisch nicht nachgewiesen. Wir haben es bei dem »Keimesminimum« stets noch mit einer Vereinigung von einem Kern- und Plasmastück zu tun.

Welchen Faktor können wir für das Erlöschen der Rekonstruktionsmöglichkeit der Zelle bei Unterschreitung einer bestimmten Größe verantwortlich machen? Zunächst könnte nach Analogie mit physikalischer und chemischer Teilbarkeit daran gedacht werden, daß wir vielleicht an die Grenze des für das kompliziert aufgebaute Eiweißmolekül notwendigen Raumes gelangt seien: eine kurze Erwägung widerlegt dies. Die Physiker nehmen als Maximum für Molekülgrößen von Gasen und Metallen (Zn, Cd, Cu) einen Wirkungskreis an, dessen Radius von der Größenordnung 10^{-7} wäre (also $r = 0{,}000000n$ mm). Gestehen wir dem Eiweißmolekül selbst eine 1000mal größere Größenordnung zu (indem wir jeden der über 1000 dasselbe zusammensetzenden Atome einen selbständigen Wirkungskreis wie den eines der obgenannten Moleküle zukommen lassen, was viel zu hoch sein muß, da die vereinigten Atome einen

geringeren Raum als getrennte einnehmen müssen), so ist für dieselben $r = n \cdot 10^{-4}$ (für Seifen- und Ölschichten hat BERNSTEIN [1904] $2r = 12 \cdot 10^{-6}$ mm, also $r = 000006$ berechnet); dann bleibt zwischen dieser Größenordnung 10^{-4} und 10^{-2} für das Keimesminimum immer noch ein so großer Zwischenraum, daß wir diesen Erklärungsgrund für unwahrscheinlich halten müssen [1]).

Auch die Kristalle besitzen ein Keimesminimum. Bei einer bestimmten Minimalgröße hören manche Kristallsplitter auf, in übersättigter Lösung Kristallisation hervorzurufen, also auch selbst zu Ganzen wieder heranzuwachsen. Die betreffenden Versuche sind von OSTWALD (1896—1902) ausgeführt worden: derselbe bestimmte durch Verreiben von abgewogenen Mengen eines kristallisierten Salzes mit indifferenter Substanz (z. B. Quarz) in immer steigender Menge (der letzteren) das noch wirksame absolute Gewicht des Salzes. Bei Natriumchlorat wurde (nach einer etwas andern Methode) 10^{-10} g ermittelt. Daß wir auch in diesem Fall nicht bei der Größenordnung, wie wir sie bei Molekülen erwarten würden, angelangt sind, möge kurz erörtert werden: der Wirkungskreis des Radius $n \cdot 10^{-7}$ würde einer Kugel von $\frac{4}{3} r^3 \pi =$ annähernd $4 r^3 = 4 \cdot n^3 \cdot 10^{-21}$ m Volumen, und daher bei einem nicht weit über 1 gelegenen spezifischen Gewicht $4 \cdot n^3 \cdot 10^{-21}$ mg $= 4 \cdot n^3 \cdot 10^{-18}$ g entsprechen, also ungünstigsten Falles einer Größenordnung von 10^{-15} g, immer noch außerhalb einer wahrscheinlichen Fehlergrenze zu 10^{-10} g.

Wenn ich als Tatsache bloß die Abhängigkeit der Formbildungs-, oder besser Rekonstruktionsfähigkeit von einer absoluten Minimalgröße sowohl bei den (einzelligen) Organismen als auch bei den (festen) Kristallen statuieren kann, so möchte ich nun hypothetischerweise eine gemeinsame Ursache für beide Erscheinungen einführen, die ohne eine neue Annahme aus der bisher entwickelten Theorie der Formregulation sich ergibt: es ist dies die Oberflächenspannung. Wir haben die Formgestaltung als einen Ausfluß des fortwährenden Kampfes zwischen dieser und den spezifischen Richtkräften (sei es des Kristalles oder der Zelle) erkannt. Bei abnehmender Größe (Volumen) wird die Richtkraft bei ungeänderter chemischer Konstitution unverändert bleiben können (d. h. deren Energie

---

[1]) Es sei denn, daß man mit PFLÜGER den ganzen Organismus als ein großes Molekül betrachtet; dieser Anschauung entstehen jedoch in der Rekonstruktionsfähigkeit recht große Schwierigkeiten.

proportional dem Volumen), während die Energie der Oberflächenspannung an eine »dünne Übergangsschicht« (vgl. CURIE, 1885) gebunden, mit abnehmendem Volumen bloß der Oberfläche proportional abnehmen wird, d. h. das Verhältnis verschiebt sich, da das Volumen in der dritten Potenz, die Oberfläche nur in der zweiten Potenz abnimmt, stets zugunsten der Oberflächenspannung; bei einer Minimalgröße wird die Richtkraft dieselbe überhaupt nicht mehr zu überwinden imstande sein. Eine Deformation der kleinsten Kristallsplitter zur Kugel wäre zu erwarten.

Die ersten in einer übersättigten Flüssigkeit beobachtbaren Differenzierungen, wenn Kristallisation eintreten soll, sind nun in der Tat kugelförmige Gebilde, sog. Globulite.

Von EHRENBERG (1835) bei 300—800 maliger Diametervergrößerung, wenig später von LINK (1839) beobachtet, der darin eine Widerlegung der HAUYschen Lehre, »sofern er nämlich die Kristalle aus ursprünglich geformten kleineren Kristallen entstehen läßt«, sah, erhielten dieselben ihren Namen durch VOGELSANG (1874), der sie als embryonale Zustände der Kristalle betrachtet und sich folgendermaßen ausspricht (zit. nach LEHMANN, 1904, S. 111):

»Die Globuliten sind homogene, kugelige oder ellipsoidische, ursprünglich flüssige Körper (Tropfen), mit einem gewissen Vorrat von unregelmäßig verteilter oder angehäufter Molekularbewegung (Kristallisationskraft) ausgestattet, welche sie befähigt, einander anzuziehen, sich regelmäßig zu gruppieren, zu vereinigen oder umzugestalten. Die innere Molekularbewegung oder die entsprechende Anziehung ist also nicht nach allen Richtungen gleich, jedoch sind die Intensitäten im allgemeinen symmetrisch verteilt. Sie wird in ihrer Äußerung mehr oder weniger beeinflußt von dem Widerstand, welcher in der physikalisch-chemischen Beschaffenheit der äußeren Umgebung gelegen ist.« »Je kleiner der äußere Widerstand, um so deutlicher tritt in der resultierenden Form das Verhältnis der Intensitäten nach der Richtung hervor.« Während QUINCKE (1904) und BÜTSCHLI (1900) erstarrende Globuliten, die sie als Blasen auffassen, eine »Schaumstruktur« der Kristalle (ähnlich wie dieselbe für das Plasma von diesen Autoren postuliert wird: Lit. QUINCKE, 1902, BÜTSCHLI, 1901) aufbauen lassen, verwirft LEHMANN (1904) jede Beziehung der Globuliten, die er mit FRANKENHEIM (1860) lediglich als überkühlte Tröpfchen ansieht, zu den Kristallen.

Doch scheinen die umfangreichen Versuche von SCHROEN (1899, 1901), der die Kristallisation 64 verschiedener Salze in hängenden

Tropfen bei immensen Vergrößerungen (4000fach bei Photographien, die dann durch Projektion auf 400000fach gebracht wurden) untersuchte, die erste Entstehung der meisten Kristalle aus einer der Oberflächenspannung durchaus unterworfenen Phase zur Gewißheit zu machen [1]). [SCHROEN betont, daß die Kristalle auf diesem Stadium durch Intussusception wachsen. Erst später treten verschieden gerichtete Achsen als erstarrende linienförmige Anhäufungen auf, und zwar stimmen deren Winkel mit den definitiven des späteren ausgefüllten Kristalls nicht immer überein.]

Die Minimalmasse bei Organismen betreffend, bemerkt LOEB (1894, S. 64) über Versuche am Seeigelei: »Die letzte Quelle der Energie lebender Substanz ist eine chemische. Jedes Protoplasmateilchen enthält eine gewisse Menge Energie, oder ist imstande, eine solche zu entwickeln, die für die Wachstumsarbeit und die andern Veränderungen des Organismus verfügbar ist. Die chemische Energie eines Eiprotoplasmastücks nimmt mit der Masse zu. Es ist klar, daß, wenn eine Blastula in eine Gastrula und einen Pluteus umgewandelt werden soll, eine weitere Arbeitsmenge verrichtet werden muß. Daher ist es klar, daß ein kleines Stück zwar eine Blastula zu bilden imstande sein mag, während es nicht imstande ist, die weitere Energiemenge, welche für die Umwandlung in eine Gastrula oder in einen Pluteus nötig wäre, freizumachen. Wir finden ziemlich ähnliche Phänomene bei den Prozessen der Regeneration« . . . Mir scheint diese Argumentation erst dann Sinn zu bekommen, wenn mit abnehmender Masse ein Faktor aufgewiesen werden kann, der nicht proportional der Masse abnimmt, denn sonst würde ja für die Veränderung der geringeren Masse zu weiteren Stadien, die proportional denen des größeren Eies wären, auch nur proportional weniger Energie benötigt werden müssen.

Dieser Faktor könnte nun, wie auseinandergesetzt, im »Formbildungswiderstande« der Oberflächenspannung, welcher mit fallender Masse steigt, gefunden sein.

RYDER sagt in seiner »Dynamischen Hypothese der Vererbung«

---

[1]) Hierin scheint mir das Hauptverdienst der SCHROENschen Arbeiten zu liegen. Für seine weitergehenden Vergleiche der Kristalle und Organismen, wie z. B. die Homologisierung des »Protolitoplasma« und »Deuterolitoplasma« mit Nucleinen und Paranucleinen, obzwar der Nachweis chemischer Verschiedenheit nicht einmal versucht wird, gar für seine kosmogenetischen Ansichten können aus den von ihm studierten Tatsachen überzeugende Beweise nicht abgeleitet werden.

(1894, S. 45) mit Bezug auf die Oberflächenspannung bei Organismen:

»Solche statische Effekte werden in keinem Stadium der Entwicklung überwunden, oder selbst während der Lebenszeit irgendeines Organismus. Wegen der allgemeinen Gegenwart und Wirkung dieses Faktors sowohl im Pflanzen- als im Tierreich, als eines Modifizierers der Form, müssen wir ihn für ein Agens von erster Bedeutung in der möglichen Entwicklung einer zukünftigen Wissenschaft exakter dynamischer Morphologie ansehen. Ihre Wirkung ist ein so beständiger Begleiter der Entwicklung, daß die Kräfte der letzteren eingeteilt werden können in die kinetogenetischen, oder solche, die Bewegung entwickeln, und statogenetische, oder solche, die Ruhe oder Gleichgewicht zwischen den Teilen des Keims entwickeln. Die kinetogenetischen Kräfte sind die Folgen des Metabolismus[1]), aber die statogenetischen Kräfte, obzwar vom Metabolismus abhängig, entstehen eher als ein Ausfluß des Zusammenwirkens der Oberflächenschichten der Zellen, diese als kleine zusammenhängende Massen zäher, toter Materie betrachtet. Diese Massen sind, im Organismus oder Keim, durch interfaciale Ebenen, freie und interfaciale gekrümmte Flächen abgeteilt, die die Resultate von Furchung und Wachstum sind, und deren Oberflächenareale einem zuerst in bezug auf Seifenblasen vom blinden Physiker Plateau aufgestellten Gesetz gehorchen, der zeigte, daß solche Blasen interfaciale Scheidewände und Oberflächen, sobald miteinander in Kontakt, von einer solchen Größe zu bilden streben, die das Minimum der mit ihrem statischen Gleichgewicht vereinbaren darstellt. In diesem Zusammenhang möge auch bemerkt werden, daß, insofern als solche Zellen eines Keimes oder Organismus immer im statischen Gleichgewicht sind, ihre oberflächlichen Molekülschichten auch stets komplexe Systeme äquipotentieller Flächen darstellen, ohne Rücksicht darauf, wie zusammengesetzt auch die Form des Organismus sein mag.« (Ferner S. 51): »Die Theorie, daß die molekulare Oberflächenschicht der Organismen, ob innerlich oder äußerlich gelegen, im Gleichgewicht ist, bringt auch die Idee mit sich, daß die Konfiguration aller Organe und Organismen nichts anders als der materielle Ausdruck allmählich aufgebauter äquipotentieller Oberflächen ist.«

Bei den Metazoeneiern nach der Furchung und bei Metazoen (z. B. wenn ein kleines Hydrastück bloß einen Tentakel bildet), kommt

---

[1]) Etwa = »Stoffwechsel«.

vielleicht immer auch das Gesetz der »fixen Zellgröße«, welches von DRIESCH (vgl. 1898) aufgestellt wurde, in Betracht. DRIESCH wies nämlich nach, daß bei der Entstehung mehrerer verkleinerter Ganzbildungen aus einem Ei (Seeigel, Seestern, Seescheide) weniger, nicht kleinere Organzellen gebildet werden. Es wird demgemäß ein Keimesminimum für die successiven Stadien dann erreicht werden, wenn zu wenig Substanz vorhanden ist, um die mindestens notwendige Anzahl von Zellen für die successiven Differenzierungen (Organe) bilden zu können.

Die »fixe Zellgröße« ist natürlich für jede verschiedene Zellart eine verschiedene, was mit der Tropfengröße anorganischer Flüssigkeiten verglichen werden kann, indem sie ebenso wie diese von der durch die chemische Substanz bedingte Oberflächenspannung abhängig ist. So strebt z. B. jede Flüssigkeit beim Einfallen in ein Medium eine Tropfengröße anzunehmen, die der Formel $g = 2\pi r\alpha$ entspricht, wobei g das Gewicht des Tropfens, r der Radius der Röhre, aus der sie fällt, α die Oberflächenspannung ist[1]).

Der Beginn eines frei nach außen wachsenden tierischen[2]) Regenerats ist eine rundliche Kuppe. Ist die Verletzungsebene senkrecht zur Achse des regenerierenden Teils gestellt, so bildet das Regenerat die Fortsetzung der alten Achse; steht jedoch die Verletzungsebene schief, so steht die neue Achse ebenfalls schief zur alten Achse, jedoch senkrecht zur Verletzungsebene. Es ergibt sich BARFURTHS Gesetz (1891), daß das Regenerat stets senkrecht zur Verletzungsebene hervorsproßt. Davon ist der erstangeführte Fall bloß ein besonderer: daß die neue Achse bei senkrechter Verletzungsebene eine Fortsetzung der alten bildet, ist in dem Zusammenfallen der höchsten Erhebung der Regenerationskuppe mit der Verlängerung der alten Achse zu suchen. Ursache ist wieder die Oberflächenspannung, der das sehr weiche Regenerat anfangs vollkommen unterliegt[3]). Mit der Ablagerung von Apoplasmen und zunehmender

---

1) AUERBACH, 1899, S. 68 ff.

2) Hierher dürfte auch der von GOEBEL (Flora, 92 [1]. 1903. S. 143) mitgeteilte Fall des regenerierenden Fruchtkörpers des Pilzes *Stereum hirsutum* gehören, wenigstens nach GOEBELS Abbildungen zu urteilen (nam. Fig. 4!).

3) RYDER (1894) S. 42 sagte: »Es ist daher klar, daß BARFURTHS Gesetz die Neigung der Achse des regenerierten Teiles zur Körperachse bestimmt auf Grund der verschiedenen Bedingungen von Oberflächenspannung, die sich über regenerierende Oberflächen erheben muß, sobald die Neigung dieser zur Achse des ganzen Organismus verändert ist.«

Größe tritt mit der Zeit eine Geradestreckung ein, wie TORNIER (1900) nachwies, ein Wachstumsprozeß (keine funktionelle Streckung).

Sobald wir den Aggregatzustand für das BARFURTHsche Gesetz verantwortlich machen, kann es uns nicht wundernehmen, daß bei den starren Kristallen ein Regenerat niemals schief zu seiner Basis wächst, was RAUBER (1895, S. 19) erwartet zu haben scheint; er schreibt über Alaunoktaeder: »Man hätte daran denken können, daß die Ergänzungspyramide senkrecht auf ihrer schrägen Basis aufwachsen würde, also eine gegen den Pyramidenstumpf abgeknickte Spitze zum Vorschein käme. Eine solche Erscheinung tritt aber nie auf.«

Da aus unsrer bisherigen Darstellung folgt, daß das Hervorwachsen des Regenerats von der allgemeinen Wachstumsfähigkeit (Stoffwechsel) und der Oberflächenspannung, die die Richtung des Regenerats beeinflußt, abhängt, so brauchen wir für die Erklärung der tierischen Doppelbildungen u. ä. keine neue Annahme. Jede getrennte Fläche [1]) läßt eben ein Regenerat hervorgehen. Das aus einer Fläche hervorsprossende Regenerat kann auch als die Summe (Resultierende) der aus den einzelnen Flächenteilchen hervorwachsenden Regenerate aufgefaßt werden. Bei den starren Kristallen, wo die von den einzelnen Höckern der Bruchfläche ausgehenden Regenerate infolge ihrer Starrheit nicht zu verschmelzen imstande sind, sondern die Lücken erst durch Ausfüllung bis zur Berührung verschwinden, sieht man lange auf den sog. Wucherfeldern viele kleine Formen nebeneinander stehen, die der zu ergänzenden Spitze parallel orientiert sind und, sich summierend, schließlich die betreffenden Kristallflächen zusammensetzen (vgl. z. B. RAUBER). Da alle Einschnitte wieder ausgefüllt werden, lassen sich bei starren Kristallen durch bloßes Einschneiden keine permanenten Doppelbildungen erhalten, obzwar dann zwei regenerierende Flächen vorhanden sind. Bei Organismen werden Einschnitte auch häufig durch Wiederverwachsung aufgehoben, doch gelingt Spaltung mit nachfolgender Doppelbildung, wenn die betreffende Achse so weit durch-

[1]) Bei Pflanzen ist dies von einem Farne (GOEBEL, Üb. Reg. im Pflanzenreich. Biolog. Centralbl. XXII. Nr. 13—17. 1902) bekannt. Ferner außer bei den Wurzeln einiger Phanerogamen auch an den Blättern von Gesneriaceen nach WILHELM FIGDOR (in Publikation). An dem geringen Regenerationsvermögen der Pflanzen dürfte die mangelnde Umordnungsfähigkeit apoplasmatischer Organe und das rasche Erlöschen des Wachstums nach erstmaliger Anlage Schuld tragen.

trennt wird, daß die Oberflächenspannung eine solche Änderung erfährt, daß ihr Zug den unverletzten Seitenrändern eine so starke konkave oder konvexe Einrollung gibt, daß die beiden Spaltflächen sich nicht mehr treffen. Bei festeren Teilen entstehen permanente Doppelbildungen durch Sprünge, die bereits gebildete Teile voneinander abrücken. Solche künstliche Doppelbildung habe ich auch am Alaun beobachtet, wo ein beim Trocknen gesprungener Kristall nach Wiedereinsetzung in die Nährlösung mit zwei Spitzen fortwuchs.

Die bei weitem häufigsten Superregenerationen, wie wir sie an tierischen Monstren in der Natur vorfinden, sind jedoch, wie Tornier durch genaue mechanische Analyse der einschlägigen Fälle in seinen »biotechnischen« Schriften (Lit. Przibram, 1902) nachgewiesen und experimentell belegt hat, durch Bruch entstanden. Er schreibt 1902 (S. 47): »In der freien Natur dagegen spielen die Abrißwunden eine nur ganz geringe Rolle und zwar, soweit meine Erfahrung reicht, nur beim Entstehen der postembryonalen Polydaktylie an den Gliedmaßen der geschwänzten Amphibien und bei der Schwanzspitzenvermehrung der Eidechsen aus Bißwunden, während alle von mir untersuchten, embryonal angelegten überzähligen Bildungen und auch viele postembryonale aus Wunden entstanden, welche nach den erwähnten bautechnischen Gesetzen und zwar vorwiegend infolge Verbiegung eines Organs oder des Organismus durch Knickbeanspruchung nach folgendem Hauptschema und in folgenden Hauptformen angelegt wurden:

»Wenn an einem geraden Balken (Fig. 4 *ABCD*), der mit einem seiner Kopfenden (*AB*) in eine Mauer eingelassen ist, auf das freie Ende (*CD*) von oben her ein knickender Druck (*p*) einwirkt, so wird der Balken verbogen und erhält dabei eine konkave Druckseite, in welcher seine Theile zusammengeschoben werden, und eine konvexe Zugseite, in welcher sie auseinandergezerrt werden. Hat die Verbiegung des Balkens einen bestimmten Grad erreicht und ist er dabei etwas mehr druck- als zugfest gebaut, so reißt er am Scheitel seiner Zugseite (*zs*) ein und es entsteht daselbst alsdann eine Scheitelwunde mit zwei Wundflächen, die im Balkeninnern aneinanderstoßen und einander zugekehrt sind.« [»Gleichzeitig dringt aber auch gewöhnlich die knickende Kraft an der Angriffsstelle in den Balken ein, und sie kann dabei entweder die freie Balkenspitze ganz abschneiden oder in sie mehr oder weniger tief einschneiden, so daß alsdann in den meisten Fällen auch hier eine Wunde mit einer oder zwei Wundflächen entsteht.«]

Ohne damals noch den regenerativen Ursprung der von ihm beschriebenen Monstrositäten zu würdigen, hat BATESON für eine Gruppe von Dreifachbildungen namentlich an Beinen und Fühlern folgende Regeln deskriptiv ermittelt (1894, S. 479):

»I. Die lange Achse des normalen Anhangs und der zwei ‚extra‘ Anhänge liegen in einer Ebene: von den zwei ‚extra‘ Anhängen steht daher einer näher der Achse des normalen Anhangs und der eine weiter davon entfernt.

II. Der nähere der zwei ‚extra‘ Anhänge bildet in der Gestalt und Stellung ein Spiegelbild des normalen Anhangs in einer Spiegelebene, die zwischen den normalen und den näheren ‚extra‘ Anhang unter rechten Winkeln zur gemeinsamen Ebene aller drei Achsen gelegt wird; und der weitere Anhang ist das Spiegelbild des näheren in einer Spiegelebene, die in analoger Weise zwischen die beiden ‚extra‘ Anhänge gelegt ist.«

Nach dem Bruchschema erklären sich diese Stellungsregeln folgendermaßen (PRZIBRAM, 1902, TORNIER): I. Aus den beiden klaffenden Wundflächen des Zugscheitels wächst, senkrecht zu jeder dieser Flächen (nach BARFURTHS Gesetz!) ein Regenerat, und da die Wundflächen senkrecht zur Längsachse eingerissen sind, so müssen die Längsachsen der Regenerate in die Ebene der alten Längsachse zu liegen kommen. [Ist zu gleicher Zeit die Spitze des alten Gliedes abgebrochen worden, so wird auch diese ergänzt und kommen so drei Regenerate zustande.]

Daß der der proximalen Wundfläche entspringende »extra« Anhang (d. i. der, welcher von BATESON als der von der Längsachse weiter abstehende bezeichnet wird) beim Fortwachsen eine Wiederholung [1]) der abgeknickten Spitze gibt, ist uns ohne weiteres verständlich.

Nicht ohne weiteres leuchtet uns jedoch ein, warum das von der distalen Wundfläche aus entstehende Regenerat ein Spiegelbild zum normalen Anhang bildet. Man könnte erwarten, daß von hier aus der proximale Teil des Anhangs ergänzt werden sollte.

Wir wissen aber auch sonst, daß nur distal der Wundstelle liegende Teile bei den Tieren [2]) regeneriert werden: wir finden eben

---

[1]) D. i. in BATESONS Worten das Spiegelbild des Spiegelbildes in derselben Ebene.

[2]) Anders bei der Mehrzahl der sog. »Regeneration« bei Pflanzen. Hier handelt es sich meist um »Adventivbildung«, nämlich durch Ausschlagen früher im Wachstum gehemmter »Augen« oder Keime, die dann nicht nur die distalen Teile, eventuell ganz neue Pflanzen darstellen.

ein Vorschreiten des Wachstums nach bestimmten Richtungen; die auswärts gerichteten Differenzierungsvorgänge verlaufen einseitig und bauen stets, an die freie Oberfläche gelangend, wieder das distale auf.

Dann könnte aber immer noch ein Abbild, nicht ein Spiegelbild erwartet werden. Auch dies würde einer anderweitigen Erfahrung widerstreiten: es müßten nämlich dann jene Zellen, die bisher die Gebilde der Oberseite gebildet, nunmehr an diesem »extra« Anhang die Unterseite bilden u. s. f., wozu sie eventuell die (chemische) Eignung nicht besitzen.

Es bleibt daher nur übrig, anzunehmen, daß die Teilchen der Grenzschicht ihre Anordnung in der Weise ändern, daß sie nunmehr eine spiegelbildlich verschiedene Richtkraft entfalten können.

So sonderbar dies auf den ersten Blick erscheinen mag, so sind wir doch imstande, anorganische Analogien aus der Kristallographie anzuführen. Es sind dies die »Druckzwillinge«. H. Baumhauer legte ein kleines prismatisches Spaltungsstück klaren Kalkspats mit einer stumpfen Kante auf eine feste Unterlage (eine entsprechend ausgehöhlte Holzrinne); in die zuoberst liegende parallele Kante wird dann die Schneide eines Messers senkrecht eingedrückt. »Die vordringende Klinge schiebt fortwährend neue Schichten zur Seite, und zwar in beistehender Figur nach rechts, daher dort bald ein einspringender Winkel sichtbar wird (Fig. 261), bis endlich ein großer Teil des Spaltungsstücks sich derart verschoben hat, daß das Ende rechts als ein richtiger Zwilling erscheint (Fig. 262). [So wie der Kalkspat verhält sich nach den Beobachtungen des Autors auch der rhomboedrische Natriumsalpeter.]« (Zit. nach Tschermak, S. 134.)

Die durch Umlagerung erhaltenen Flächen sind vollkommen echte, glatte Kristallflächen (Brezina, 1880, p. 518). Die Ansicht Tschermaks (1880, S. 519), die Deformation sei von einer Drehung der kleinsten Teile begleitet, wurde durch die optische Untersuchung von O. Mügge (1888, S. 131) an Chlorbaryum und Brombaryum bestätigt, der die Lage der Schwingungsrichtungen der Zwillingsstellung entsprechend geändert fand. Auch wuchsen die Kristalle wie natürliche Zwillinge weiter. Dabei verschwand bald der von der Messerklinge erzeugte Eindruck, da die ihn begrenzenden Flächen gegeneinander fort- und zusammenwuchsen. Da bei diesen Versuchen an starren Kristallen keine Verbiegung der Hauptachse stattgefunden hatte, so verblieben die oberste Kante des umgelagerten und des andern Stücks in einer Geraden, und es verschwand beim Weiterwachsen jede Spur von deren Unterbrechung.

Bei den Organismen verwachsen die aus den einander zugekehrten Wundflächen entspringenden »extra« Anhänge auch meist in größerem oder geringerem Umfange. Infolge des Ursprungs der Wunde aus einer Abknickung der Hauptachse und dem durch den Aggregatzustand der Regenerate gegebenen Wachstum derselben senkrecht zu jeder der (einen Winkel einschließenden) Wundflächen, bilden sie jedoch keine gegenseitige Fortsetzung, und die Endgebilde gelangen meist zu bleibend vollkommen freier Entfaltung.

Der Unterschied in der Herstellungsart der Zwillingsgebilde bei den starren Kristallen und den plastischen Organismen ist auch im Aggregatzustande gegeben: würden wir versuchen, den Kristall teilweise durch Verbiegung zu brechen, so würde er ganz zerspringen[1]; würden wir den Organismus bloß einschneiden, würden die betreffenden Teile zwar zurückweichen, aber gleich nach Aufhören der Druckkraft wieder zurückkehren und verschmelzen.

Trotz dieser Verschiedenheiten folgen die auftretenden neuen Symmetrieebenen (Zwillingsebenen) denselben Gesetzen: »Nach Liebisch (1887) haben alle sicher beobachteten Fälle künstlicher Zwillingsbildung das miteinander gemein, daß die Zwillingsebene auf einer kristallographischen Symmetrieebene senkrecht steht und gleichzeitig einer Symmetrieebene parallel läuft, eine Eigenschaft, die gestattet, die Natur der stattfindenden Deformationen vollständig zu bestimmen« (O. Lehmann, 1904, S. 18).

Betrachten wir den Fall des hexagonalen — hemiedrischen Systems — (dem die häufigsten, z. B. auch die mitgeteilten Fälle angehören): eine Hauptachse (zugleich optische Achse) steht auf drei einander unter Winkeln von 60° schneidenden Achsen senkrecht; durch die Hauptachse und je eine der drei Nebenachsen ist je eine Symmetrieebene gegeben; den beiden Bedingungen, sowohl einer dieser Symmetrieebenen senkrecht, als auch einer zweiten parallel zu verlaufen, kann die Zwillingsebene nur dann genügen, wenn sie durch die Hauptachse (und eine Nebenachse) geht; mithin bleibt

[1]) Vgl. selbst O. Lehmanns Angabe über die weichen Kristalle von salpetersaurem Ammoniak (1877, S. 110): »Letztere besitzen die merkwürdige Eigenschaft, daß sie sich ähnlich wie ein Faden weichen Harzes in alle möglichen Formen bringen lassen, sobald nur die Deformation hinreichend langsam geschieht. Trotz dieser Biegsamkeit sind aber die Kristalle, ganz ebenso wie ein Harzfaden, sehr spröde, und sobald durch einen raschen Druck oder Stoß ein kleiner Riß entsteht, setzt er sich sofort durch die ganze Masse fort, und der Kristall zerspringt.«

diese im abgeglittenen Zwillingsstück zur alten parallel: alle Punkte der neuen Hauptachse (des abgeschobenen Stücks) und der alten Hauptachsen (des stehengebliebenen kleineren und größeren Stücks) liegen demnach in einer Ebene, ebenso wie es Punkt I der Bateson-schen Regel für die Organismen angibt. Die Analogie des Punktes II lautet entsprechend: »Der abgeschobene Teil des Kristalls bildet in der Gestalt und Stellung ein Spiegelbild des anliegenden, unveränderten Stücks in einer Spiegelebene, die zwischen diesem unveränderten und dem abgeschobenen Stück unter rechten Winkeln zur gemeinsamen Ebene aller drei Achsen gelegt wird; und das andre, nicht abgeschobene Stück ist das Spiegelbild des abgeschobenen in einer Spiegelebene, die in analoger Weise zwischen die beiden (kleineren) Stücke gelegt ist.«

Wird ein fließender Kristall von ölsaurem Ammoniak (O. Lehmann, 1904, S. 36) gebogen (Fig. 30 *d*), »so verlaufen an der Biegungsstelle die Auslöschungsrichtungen fächerartig, d. h. in der Richtung der Krümmungsradien«. »Wird der Krümmungsradius zu klein, so tritt eine Art Bruch ein, d. h. die Masse zerfällt in zwei Teile mit verschiedener Orientierung, welche sich aber nicht trennen, sondern miteinander verschweißt bleiben (Fig. 30 *b*).« Wir sehen also, daß auch bei plastischen Stoffen eine Umordnung in Zwillingsstellung (Lehmann, S. 39) eintreten kann; das abweichende Verhalten in diesem Falle (Verschweißtbleiben) sehen wir wieder durch den besonderen Flüssigkeitszustand bedingt. Wenn wir optische Hilfsmittel für die Unterscheidung der Wachstumsrichtungen im Organismus hätten, könnten wir vielleicht die Umordnung noch vor Eintritt der Regeneration erkennen; so müssen wir uns vorläufig damit begnügen, diese als Reagens auf die spiegelbildlich umgekehrte Richtkraft zu benutzen[1]).

Die Frage, ob wir nicht die Polarität eines Tierstücks, ohne dessen Lage im ganzen durch das Vorhandensein differenzierter Kopf-, Schwanzpartien usw. zu kennen, ausfindig machen könnten, ist von Loeb für *Cerianthus* (eine grabende Aktinie) in folgender Weise erörtert worden (1891, S. 48):

»Bekanntlich ist man imstande, aus dem physikalischen Verhalten des Bruchstücks eines Kristalls zu erkennen, wie das Bruchstück im Kristall orientiert gewesen war. Ich habe mir die Frage

---

[1]) Vgl. jedoch weiter unten bezüglich Zur Strassens Zellteilungsregel S. 258.

vorgelegt, ob nicht auch bei lebenden Tieren sich ähnliche Beziehungen zwischen der Körperform und der Reizbarkeit nachweisen lassen, wie zwischen geometrischer Form und dem physikalischen Verhalten bei Kristallen. In der Tat besteht eine solche Beziehung bei *Cerianthus*, und dieselbe ist nicht nur beim unversehrten Tier, sondern auch beim Tier ohne Kopf und ohne Fuß, ja selbst unter Umständen bei bloßen Bruchstücken erkennbar, so daß es unter Umständen möglich ist, schon aus dem Verhalten des Bruchstücks gegen äußere Kraft zu ersehen, welches Ende desselben dem oralen Pol des ursprünglichen Tieres zugekehrt war. *Cerianthus membranaceus* stellt sich nämlich, wenn die äußeren Umstände es zulassen, so im Raume ein, daß die Längsachse vollkommen oder nahezu vertikal gerichtet ist, und daß der orale Pol oben, der aborale unten sich befindet. Schneidet man nun einem *Cerianthus* den Kopf oder den Fuß ab, oder schneidet man aus einem *Cerianthus* ein Stück heraus (indem man Kopf und Fuß zugleich abschneidet), so stellt sich das Bruchstück, falls es nicht zu klein ist und falls die äußeren Umstände es erlauben, wieder so ein, daß seine Achse vertikal, sein orales Ende nach oben, sein aborales nach unten gerichtet ist.« Bei Regeneration wird die Polarität (d. h. die verschiedene Ausbildung der beiden Enden einer Achse) aufrecht erhalten (S. 46): »Der Ort der Tentakelbildung an einem Bruchstück von *Cerianthus* hängt ab von der Orientierung, welche das Bruchstück am unversehrten Tiere hatte, und zwar wachsen stets an demjenigen Schnittende Tentakel, welches dem oralen Pol des unversehrten Tieres zugekehrt war.«

Es gibt auch Kristalle, die an beiden Seiten einer Achse ungleiche Formen zeigen, »die monoklin-hemimorphen Kristalle (Rechtsweinsäure) halten ihre elektrische Achse auch bei Verletzung und Regeneration aufrecht« (Przibram, 1904, S. 576).

Von den Kristallen ist kein Fall bekannt, daß die Polarität veränderlich wäre. Bei den Organismen kommen hingegen mehrere Gruppen solcher Fälle vor, die zuerst von Loeb (1891, S. 10) als »Heteromorphosen« bezeichnet worden sind, wo ein Organ an einem ihm früher nicht zukommenden Achsenpol nach Abschnitt des daselbst normal gestandenen Organs hervorsproßt. 1. Gruppe: Es läßt sich durch äußere Bedingungen (Schwerkraft, Kontakt usw.) bestimmen, welches Organ an einer bestimmten Stelle entstehen soll. In diese Gruppe gehören die meisten Pflanzen und die sessilen Tiere, welche gleich jenen an bestimmte Lagen im Raum gebunden sind (z. B. gewisse Meerespolypen), die sie nicht verlassen können.

Zugleich sind dies »offene« Formen, nämlich Stöcke, die eine variable und aus schlummernden Anlagen vermehrbare Anzahl von eventuell verschiedengestaltigen Individuen zu entwickeln vermögen. Es sind daher die auftretenden »Heteromorphosen« eher als »Adventivbildungen«, zu bestimmten Verrichtungen auf einen gewissen äußeren Reiz hin differenzierte, unvollständige Individuen, denn als Regenerate (d. i. Vervollständigung des verletzten Individuums) aufzufassen. Oft treten die neuen Gebilde an andern als den verletzten Stellen auf oder kommen selbst ohne voraufgegangene Verletzung zum Vorschein.

2. Gruppe: Die Lage der transversal zur Achse gestellten Verletzungsebene hinsichtlich eines der normalen Pole bestimmt das Gebilde des neu zu bildenden Pols: Planarien bilden am Aboralpol einen zweiten Kopf, wenn sie knapp hinter den Augen durchschnitten wurden (Morgan, 1900, p. 101, 1901/2, p. 184)[1]; Regenwürmer bilden an weit hinten abgeschnittenen Schwanzstücken oralwärts einen zweiten Schwanz (Morgan, 1899), und analogerweise Stücke vom Vorderende aboralwärts einen zweiten Kopf (wie Hazen durch Aufpfropfen dieser sonst nicht lebensfähigen Oralstücke nachwies, 1899). Hier dürften für die Unfähigkeit andre, als die vorhandene Differenzierung wieder zu bilden, chemische Verschiedenheit anzunehmen sein: für das positive Ergebnis der Erzeugung eines zweiten gleichnamigen (spiegelbildlichen!) Pols ist eine Umordnung an der freien Grenzschicht ähnlich der beim Bruch beschriebenen erforderlich.

3. Gruppe: Sehr kleine Stückchen eines Hydranten (d. h. also eines Individuums) bei Hydroidpolypen bilden manchmal »Doppelrüssel« (Driesch, 1897, S. 408, Fig. 9, Bickford, 1894, Morgan, 1898, Peebles, 1900). Hier tritt ein roter Stoff als Bildner der Tentakelkränze auf, der in der Oralrichtung sich anhäuft. In den kleinen, fast kugelförmigen Stückchen mag nun die Bevorzugung einer Strömungsrichtung durch die Oberflächenspannung erschwert sein, so daß die Körnchenanlage sich mehr einer radiären Anordnung fügt, gewissermaßen die Oberfläche den Oralpol, der Mittelpunkt den Aboralpol bildet[2]).

[1]) In meinem Referate »Regeneration«, Erg. d. Phys. S. 113, ist irrtümlicherweise statt: durch Kopf, hinter dem Gehirn, geschnitten bloß »durch Gehirn geschnitten« gedruckt, was den Sinn verkehrt.

[2]) Wenn es gelänge, vom Perisarc befreite sehr kleine Stückchen zur Regeneration zu bringen, müßten wir erwarten, daß nach allen möglichen Richtungen abstehende Tentakel gebildet werden könnten.

Als Analogie können die Beobachtungen O. Lehmanns an Vorländers p-Azoxybenzoesäureäthylester, das fließende Kristalle bildet, dienen (1904, S. 45). »Kommt einer der nadelförmigen Kristalle mit der Spitze mit der Luftblase in Berührung, so daß seine Längsrichtung zur Oberfläche derselben senkrecht steht, so beginnt er sich an der Berührungsstelle, wie die Figuren (79*a*—*d*) zeigen, alsbald zu verbreitern, während die Masse des Kristalls nachrückt, so daß dieser schließlich eine der Luftblase mit breiter Basis aufgesetzte Pyramide mit gekrümmten Seitenflächen darstellt. Diese Ausbreitung und Verzerrung des Kristalls erfolgt derart, daß die Auslöschungsrichtungen überall senkrecht zur Oberfläche der Blase stehen, und ebenso die Streifung, welche stets der Längsrichtung des Kristalls entspricht. Diese Erscheinung zeigt deutlich, daß die Oberflächenspannung an der Grenze zwischen Kristall und Luft etwas kleiner ist als die zwischen Lösung und Luft.«

».. Bei Luftblasen kann man in der Regel die gleichzeitige Anlagerung mehrerer Kristalle, wie Fig. 82*a* zeigt, beobachten, welche sich gegenseitig nicht stören, solange sie durch freie Stellen der Oberfläche getrennt sind. Kommen aber diese Kristalle gegenseitig in Berührung, so fließen sie zusammen, und die Blase scheint von einem Ringkristall umgeben (Fig. 82*b*). Ist die Blase keine Luftblase, sondern eine Dampfblase, welche bei fortschreitender Abkühlung sich verdichtet oder verschwindet, so kontrahiert sich der hohlkugelförmige Kristall zu einem massiven Sphärokristall (Fig. 82 *c*).«

Dürfen wir die von Zur Strassen aufgestellte Regel, daß das Centrosoma sich in der Ruhelage in die Mitte der freien Zelloberfläche einstellt und diese der Ausdruck einer Polarität der Zelle im Sinne von Hatschek (Mark und Rabl) darstellt, als allgemeingültig für die Anordnung von Geweben betrachten, so können wir uns ein Bild von den Umordnungsvorgängen bei den Mehrfachbildungen und polaren Heteromorphosen machen, das den beobachteten Endresultaten genau entspricht. Durch Schnitt oder Bruch wird eine »freie Oberfläche« geschaffen, die eine Drehung der benachbarten Zellplasmen, angedeutet durch die Stellungsveränderung des Centrosomas, zur Folge hat: auf diese Art gelangen die Wundrandzellen der proximalen Wundfläche in eine den distalsten Zellen analoge Stellung, während die der distalen Wundfläche in eine derselben symmetrische Lage gelangen, da das Centrosoma einen gleichen Bogen in entgegengesetzter Richtung zu beschreiben haben wird,

um in die Mitte der neuen freien Oberflächen als neue Gleichgewichtslage zu gelangen.

Bei den polaren Heteromorphosen sehr kleiner Stücke wird bei der Abkuglung in ähnlicher Weise eine Wanderung der Centrosomen in entgegengesetzte Richtungen stattfinden, so daß auf beiden Schnitträndern symmetrische, homologe Strukturen erzeugt werden [1]).

Außer der »polaren« Heteromorphose kennen wir aus den organischen Reichen noch die »homöotischen« Heteromorphosen, z. B. die Regeneration einer ersten Antenne an Stelle eines Auges bei decapoden Crustaceen, wenn das Augenganglion zerstört ist (Herbst, Lit. Przibram, 1902), oder die Umwandlung eines Blütenblattes in ein Laubblatt bei gewissen Insektenstichen; die »Homöosis« (Bateson, 1894, S. 85) besteht also darin, daß ein Glied einer meristischen Serie die Form oder Charaktere eines andern Gliedes der Serie annimmt.

Ihrer Homogenität entsprechend zeigen Kristalle keine meristischen Differenzierungen [2]).

Interessant ist jedoch in bezug auf unsre Gleichsetzung der Regeneration mit beschleunigtem Wachstum, normaler Regeneration oder Stoffersatz, daß die Nerven, deren Funktionsfähigkeit für letztere von solcher Wichtigkeit ist, auch die Morphologie der Regeneration beeinflussen [3]). Solange sie ihre Funktion nicht erfüllen, sind sie auch nicht von Einfluß auf die morphologische Differenzierung (vgl. Exp. M. S. 93).

Unsre mehrfach erwähnte Auffassung der Regeneration räumt einige Schwierigkeiten hinweg, die sonst besondere Erklärungshypothesen erfordern würden. Zunächst, daß von beliebigen »Niveau«flächen aus Regeneration ausgelöst werden kann und nach

---

1) Nach Niederschrift dieser Zeilen ist mir durch die Freundlichkeit des Autors die Arbeit: »Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwicklung peripherer Nerven« von H. Braus (Anat. Anz. XXVI. 1905) zugegangen. Die darin enthaltenen Beobachtungen über das Auftreten einer »accessorischen« spiegelbildlichen Gliedmaße an mehreren an fremden Stellen implantierten Gliedmaßenanlagen von Unken dürften bei weiterer Analyse eine eklatante Betätigung der vorgebrachten Ansichten ermöglichen.

2) Wenn Rauber (1885, S. 42. Fig. 48*a*) ein aus einem künstlich cylindrisch zugeschnittenem Alaunkristall »gleichsam ein aus Kugelsegmenten, die in Regeneration begriffen sind, aufgebautes Gebilde«, einem Ringelwurm vergleicht und »Oktaeder-Annelid« benennt, so bleibt dies eben nur ein Name.

3) Neuerdings bemerkt Reed (Arch. f. Entw.-M. XVIII. 1904. S. 315), daß bei Längsspaltung des Autotomiestumpfes eines Beines vom Einsiedlerkrebs zwei Beine dann entstehen, wenn der Nerv gespalten wurde.

beliebiger Richtung; dann, daß dieselbe, ohne embryonale Stadien zu durchlaufen, direkt zu demselben Resultate gelangen kann, wie die Ontogenie; endlich auch, daß die Regenerate auf Stadien stehen bleiben können, die als »Vorstufen« der normalen Bildung aufzufassen sind (sogenannte »Hypotypie« Giards[1]), Lit. Przibram, 1902) (sowie daß die Enden von Gliedern mit Überspringung dazwischenliegender zuerst angelegt werden können).

Erlischt nämlich die Regenerationsfähigkeit, sei es infolge des Zeit- (Alter) oder des Aggregat- (Umordnung) oder eines andern Faktors (oder mehrerer derselben), während die volle Differenzierung des betreffenden Regenerats noch nicht erreicht ist, so wird dasselbe auf der betreffenden Ausbildungsstufe stehenbleiben[1]). Dieses bildet einen neuen Gleichgewichtszustand, der gegenüber der ursprünglichen stärkeren Wachstumsenergie bloß ein labiler (und daher vorübergehender) wäre, bei der verminderten Wachtumsenergie jedoch genügend stabil ist, um sich zu erhalten.

Ähnliches können wir unter geeigneter Versuchsanordnung an Kristallen beobachten: Wird einem Alaunoktaeder eine Hexaederfläche angeschliffen, die eine mögliche Kristallfläche darstellt, so wird, obzwar dieselbe anfänglich als solche weiter wachsen, ja sogar die Entstehung andrer, ihr korrespondierender Flächen hervorrufen kann (Hauer, 1859), doch schließlich das Oktaeder wieder hergestellt. Das Hexaeder ist also hier die labile Form. Trotzdem besitzt es genügende Stabilität, um seine Form als Durchgangsstadium auszuprägen; würde die Wachstumsgeschwindigkeit in seinen Richtungen beträchtlich abnehmen, kann es als stabile Form bleiben: dies ist z. B. nach Hauer (1860) der Fall, wenn das Weiterwachsen in einem verschiedenen Medium stattfindet (Chromalaun in Eisenalaun). Da die Kristalle meist bloß bis zu einer gewissen Größe merklich wachsen[2]), so dürfte ein solcher Fall mit der Erreichung dieser Größe auch bei Anwendung der gleichen Nährlösung gegeben sein.

---

[1]) Giard (1897) schreibt: »So entspricht bei einer großen Anzahl von Regenerationsfällen, sei es, daß die Ernährungsvorräte ungenügend seien, oder sei es vielmehr, daß es für das verletzte Individuum von Vorteil ist, den Reintegrationsprozeß abzukürzen und nicht vollständig alle phylogenetischen Ahnenstadien zu durchlaufen, der morphologische Typus des regenerierten Gliedes nicht dem stabilen Gleichgewichtszustand, der gerade bei der betreffenden Art erreicht ist, sondern einem vorhergehenden Gleichgewichtszustande (gewöhnlich im Maximum des unmittelbar vor der gegenwärtigen Epoche gelegenen)«.

[2]) Vgl. Retgers.

Die Erstanlage der formbeendigenden Spitzen erklärt sich aus den Bedingungen, welche der Erreichung des Gleichgewichts gesetzt sind: eine ähnliche Form soll mit geringeren Mitteln erreicht werden; nach dem Gesetz der fixen Zellgröße werden die einzelnen Glieder zunächst aus weniger Zellen bestehen, und falls nicht genügend Zellen vorhanden, das Organ aus weniger Gliedern gebildet werden; soll hierbei die Ähnlichkeit der Niveauflächen möglichst gewahrt werden, so stört weniger das Wegfallen von (meist homonomen) Basalgliedern, als das des (meist heteronomen) Endgliedes. Wachstumsverzögerung kann dann wieder zur Permanenz dieser Bildungen führen. Nachträglich kann umgekehrt eine Vermehrung der Glieder durch Einschiebung (Abschnürung) basal gelegener Glieder bei starker Wachstumsfähigkeit stattfinden (vgl. z. B. die heteromorphen 1. Antennen von Herbst u. a., Przibram, Exp. M., S. 88), und falls auch ein solcher Vorgang der normalen Entwicklung entspricht, wird eine ontogenetische Parallele sich ergeben: so bei den Antennen der Wasserassel (Przibram, 1899, 1902), beim Hinterleibsende von *Ophryotrocha* (Lit. daselbst).

Auch jene vielbewunderten Fälle, wo aus einem fremden Gewebe ein Organ regeneriert wird, fügen sich ungezwungen ein, wenn wir berücksichtigen, daß es sich um solche Fälle handelt, in denen eine sekundäre Verbindung eines distal von der Oberflächenschicht abgegliederten (Pharynx der Anneliden), oder selbst ganz abgeschnürten (Linse der Amphibien) Teiles mit einem proximal gelegenen Gewebe, das nunmehr seine Nährmatrix abgeben dürfte (Entoderm der Anneliden, »mittlere Schichten« des Augenbechers)[1], handelt. Vielleicht beherrschen auch normalerweise Nerven, die den proximalen Teilen anliegen, die Formerhaltung dieser distalen Abkömmlinge[2]).

Der hypotypen Regeneration steht die kompensatorische Hypertypie gegenüber, die darin besteht, daß bei asymmetrischen Formen nach Entfernung des typisch stärker differenzierten Gliedes der einen Seite das entsprechende, symmetrisch gestellte, jedoch weniger ausgebildete Glied, obzwar gar nicht direkt von einer Verwundung betroffen, sich nunmehr zu dem stärker differenzierten entwickelt, während das andre hypotyp (d. i. der Form des weniger differenzierten ähnlich) nachwächst (Scheren von *Alpheus*, Przibram).

---

1) Vgl. Lit. Przibram, Reg. S. 79 (Codiat u. a.).

2) Nach Vejdovský ist der Pharynx überhaupt entodermalen Ursprungs.

Hierzu finden wir bei den Kristallen die Analogie der Entstehung von Kristallflächen an Stellen, an denen gar keine Verletzung vorgenommen wurde, wenn Kristallflächen angeschliffen wurden. So schreibt Hauer (1859, S. 14): »Endlich erregen die künstlich hervorgebrachten Flächen oft unmittelbar die Entstehung andrer ihnen korrespondierender, die so indirekt künstlich erzeugt werden, was ich zu wiederholten Malen beobachtete.« (1860, S. 7): »Etwas häufiger gelingt am Eisenalaun [als an andern Alaunen] die Ausflächung.« (S. 11): »Nimmt man die beiden Spitzen [des Oktaeders] so weit ab, daß der Kristall dadurch tafelartig wird, so erhält man die folgende ganze Kombination des Hexaeders- und Oktaeders, bestehend aus den zwei sehr vorherrschenden Flächen des ersteren, die aufgedrungen wurden und vier kleineren, die von selbst entstehen, wie sich aus Fig. 4 ergibt.« (1877, S. 59): »Diese Kristalle [Kaliummangansulfat] zeigen in sehr prägnanter Weise die interessante Erscheinung des Hervorrufens von Unvollkommenheiten der Kristallisation durch mechanische Verstümmelung einer Seite an der korrespondierend entgegengesetzten. Bricht man nämlich das eine Ende dieser längliche Tafeln bildenden Kristalle ab, und läßt sie weiterwachsen, so verschwindet alsbald auch am andern Ende die regelmäßige Ausbildung der Zuschärfungsflächen.« Am ameisensauren Strontian hatte bereits Pasteur (1836) durch Ausfeilen neue Flächen erhalten.

Beiden Vorgängen (Kompensator. Hypertypie und »Ausflächung«) ist gemeinsam, daß Teile, die nicht selbst von der Verletzung betroffen, jedoch zu den Betroffenen in einem Symmetrieverhältnisse stehen, in der Weise verändert werden, daß eine Ergänzung der Individualität auf dem kürzesten Wege stattfindet, wobei das neue Gleichgewicht nicht dem alten in allen Stücken (Seite der stärkeren Ausbildung bei Organismen, Flächen bei Kristallen) gleicht.

Eine Verschiedenheit ergibt sich wieder daraus, daß es sich bei den Tieren um »Organdifferenzierung« handelt.

Endlich müssen noch die bei den Organismen erst in aller Schärfe von Ch. Zeleny experimentell erwiesenen Kompensationserscheinungen hier kurz Erwähnung finden, während deren ausführliche Würdigung erst dem Abschnitte über Quantitatives aufgespart werden möge. Zeleny beobachtete, daß bei verschiedenen Tieren (Schlangenstern, *Alpheus*, *Cambarus*, 1905) die Regenerationsgeschwindigkeit mit der Größe des Verlustes sich ändert, und zwar in der Weise, daß die zugewachsenen Teile unter sonst gleichen Verhält-

nissen bei größerem Verluste absolut größer sind als bei geringerem; bei den Crustaceen kam die Förderung der allgemeinen Wachstumsgeschwindigkeit durch das raschere Eintreten der Häutungen nach stärkeren Verlusten klar zum Ausdrucke.

Nun ist für die Kristalle bereits vor längerer Zeit von Loir festgestellt worden (1881), daß ein ganzer und ein verstümmelter Alaun gleicher Oberfläche in eine Nährlösung zusammen oder auch getrennt (aber natürlich unter gleichen Bedingungen) eingesetzt in der gleichen Zeit keineswegs die gleiche Gewichtszunahme erreichen, sondern die Wage zugunsten des Verstümmelten entscheidet.

Daß auch getrennt eingesetzte Kristalle verschiedene Gewichtszunahme erleiden, je nachdem sie vollständig oder verletzt sind, schließt übrigens bereits die Voraussetzung ein, daß die Zunahme nicht vollständig der durch Verdunstung des Lösungsmittels freiwerdenden Substanzmengen parallel geht, sondern von einer im Kristalle sitzenden Anziehungskraft nicht nur qualitativ, sondern auch quantitativ beeinflußt wird. Tatsächlich hat ganz neuerlich Sonstadt (1904) nachweisen können, daß (unverletzte) Kristalle auch in gesättigten, nicht verdunstenden Lösungen eine gewisse Zunahme erfahren, was sich durch die Abnahme der Konzentration der Lösung kundgibt.

B. Besprechung der Ansichten verschiedener Autoren über den Wert der Analogien zwischen Kristall und Organismus[1]).

Als man mit dem Ende des XVIII. Jahrhunderts auf experimentellem Wege die Regeneration der Tiere näher kennen lernte, wurde allgemein der Vergleich mit den Kristallen, die man sich aus lauter kleineren, ähnlichen Kristallen zusammengesetzt denken konnte und die die Eigenschaft des Wachstums besaßen, zur Erklärung herangezogen. Als Vertreter dieser »naiven« Kristallanalogie sei Buffon (nach den von Driesch in seiner »Geschichte und Lehre des Vitalismus« wiedergegebenen Ansichten) genannt. Als »naiv« müssen die von dem genannten Autor angeführten Analogien bezeichnet werden, da es sich ja später herausgestellt hat, daß die angeführten Vergleichspunkte, wie z. B. die Zusammensetzung eines Tieres aus lauter kleineren Tieren, nicht stichhaltig sind und anderweits die tiefer gehenden

[1]) Es sollen an dieser Stelle nicht alle Äußerungen über die Kristall-Analogien zur Besprechung gelangen, sondern vorwiegend jene, die sich mit dem Probleme der »zielstrebigen« Formregulation befassen.

Analogien, wie sie z. B. durch die Auffindung der Regeneration (künstlich) verstümmelter Kristalle gezogen werden konnten, noch unbekannt waren.

Auch die Autoren jener Zeit, die die Erklärung durch vorgebildete Teile verwarfen, sahen in der Kristallisation eine dem organischen »Bildungstriebe« analoge, nur weniger ausgebildete Formbildungskraft: Blumenbach, Maupertuis, Reil.

Es konnte nicht ausbleiben, daß die oberflächliche Vergleichung, der noch keine eingehende Untersuchung der verglichenen Objekte zugrunde lag, energische Gegnerschaft fand. Als H. Jordan (1842) zuerst Versuche über die Regeneration der Kristalle anstellte, mußte er sich bereits gegen die offenbar damals vorherrschende Ansicht wenden, welche z. B. von E. H. Weber in Hildebrandts Anatomie ausgesprochen wurde, daß die bildende Tätigkeit der Kristalle sehr verschieden von der der Organismen sei. Es ist gewiß bemerkenswert, daß Jordan seine Arbeit in einem physiologischen Archive publiziert hat, und daß in der Folgezeit gerade jene Autoren, die sich zugleich auf organischem und auf kristallographischem Gebiete als Forscher betätigt haben, am wärmsten für die Stichhaltigkeit der Analogie sich eingesetzt haben: Bütschli, O. Lehmann, Pasteur, Quincke, Rauber, Sachs, v. Schroen, Spencer, so verschiedenartig auch die Wege waren, auf welchen sich die Genannten dem Probleme genähert hatten.

Die Ursache hierfür liegt darin, daß jedem Biologen, der sich in kristallogenetische Versuche einarbeitet, die »Selbsttätigkeit« des Kristalles in erhöhtem Maße auffällt, so daß die Grenze zwischen anorganischer und organischer Welt nicht mehr durch jene unüberbrückbare Kluft getrennt erscheint, wie sie die Gegner der Kristallanalogie hinstellen. Der Physiker Bernstein bezeichnet die Kristallisationskraft als Vorstufe des organischen Bildungstriebes, wie es bereits der Chemiker Liebig und der Philosoph Schopenhauer getan hatten, indem sie darauf hinwiesen, daß die Gesetze der Mechanik ebensowenig ohne weiteres auf Chemie [Elektrizität, Magnetismus] und Kristallographie übertragbar seien, wie auf Biologie, vielmehr eigne Wirkungsgesetze hinzukämen.

Auf die Zielstrebigkeit jedes Formbildungsvorganges, auch der Kristalle, nicht nur der Organismen, haben Fischel (1903), Holmes (1904) und Friedmann (1904) hingewiesen, auf die Selbsttätigkeit der Kristalle wie Organismen Scharff (1876, S. 24), auf die Gleichteilung O. Schultze (1895, S. 288). Kristallanalogien zur Biologie haben

ferner eine große Anzahl andrer Forscher beigebracht, die jedoch hauptsächlich auf Vorgänge der Vererbung sich beziehen und daher hier (wo es sich uns um das Regenerationsproblem handelt) vorläufig bloß summarisch als Freunde der Kristallanalogie im allgemeinen angeführt werden mögen: Bayer (1904), Friedmann (1902), Haacke (1893), Haeckel (1904), Kassowitz (1899), Krukenberg, Le Dantec (1896), Ostwald (1902), Zehnder (1899).

Wir können uns nunmehr zur Besprechung jener Autoren wenden, die zwar eine gewisse Analogie zugeben, aber doch einen sehr großen und wesentlichen Unterschied zwischen den Vorgängen der Formbildung bei Kristallen und Organismen erblicken.

Hans Driesch räumt in seinen Schriften, die sich mit der Rehabilitierung des »Vitalismus« beschäftigen, überall den Kristallen bereits eine Sonderstellung gegenüber der übrigen anorganischen Natur ein: die Kristalle sind »trotz ihrer minderen Kompliziertheit schon selbst nicht in Strenge chemisch-physikalisch auffaßbar« (1901, S. 839); »obwohl der Begriff des typisch-heterogenen Zusammengesetzten bei diesen Klassen von Objekten keine Rolle spielt und eben darum auch der Begriff des ‚Zweckmäßigen' hier nicht eigentlich, sondern höchstens in ganz allgemeinem Sinne in Frage kommen kann . . ., stellt die kristallographische Wissenschaft doch in gewissem Sinne eine Übergangsstufe von der Physik und Chemie zur Biologie dar: der Begriff der typischen, nicht ‚zufälligen' Richtung von Geschehen tritt in ihr auf, der jenen Wissenschaften fremd war. Dort kam eigentlich nur der Begriff der Geradlinigkeit in Frage, jetzt werden Richtungsverhältnisse zu Eigengesetzlichkeiten. Schon die Kristallographie stellt also der Physikochemie gegenüber etwas ganz Neues, durchaus Irreducibles dar, wie immer auch man die Sache fiktiv oder hypothetisch wenden möge« (1904, S. 164).

In seinem neuesten Buche (Vitalismus, 1905) wiederholt Driesch diese Ansichten [S. 68, 230, die S. 3 auf später versparte Besprechung von Kristallisation und Zweckmäßigkeit habe ich im Weiterlesen vermißt]. An einer späteren Stelle (S. 239) setzt er jedoch in schroffer Weise unbelebte Dinge zu belebten in Gegensatz, unter der Voraussetzung, daß sich die »Lebensentelechien« der Substanz gegenüber ganz anders verhalten, als die Konstanten der Physik, Chemie und Kristallographie; dieser Ansicht, welche Aristoteles zuzuschreiben sei, wird aber nicht rückhaltlos beigestimmt.

Da Driesch erst, nachdem er seinen Vitalismus formuliert hatte, durch die Einwände Bütschlis ausdrücklich zu erklären sich ver-

anlaßt sah, daß er auch den Kristallen eine gewisse Autonomie einräume und er sich selbst nie mit Kristallogenese beschäftigt zu haben scheint, so ist es nicht zu verwundern, wenn er der »Entelechie des Lebens« den mechanischen Konstanten gegenüber einen dem Wesen nach viel bedeutenderen Unterscheidungswert zuschreibt, als der den andern »Autonomien« (z. B. der der chemischen Verbindungen) angereihten Autonomie der Kristalle.

Als autonome (»eigengesetzliche«) Vorgänge definiert Driesch in klarer Weise solche, die sich nicht auf anderweitig bekannte Naturphänomene oder auf Kombination derselben zurückführen lassen. Tatsächlich muß zugegeben werden, daß wir nicht in der Lage sind, z. B. die Eigenschaften einer chemischen Verbindung als Resultante der Komponenten nachzuweisen, sondern daß »ganz neue« Eigenschaften zum Vorschein kommen; ebensowenig lassen sich die von den Kristallen nach verschiedenen Richtungen ausgeübten Anziehungskräfte aus der Summe der jeweilig in einem bestimmten Radius angehäuften Substanz erklären; es sei bloß auf Jordans Versuche über Kristallregeneration hingewiesen, der schon selbst den Schluß zog, daß die Menge von Massenteilchen nicht für das Wachstum ausschlaggebend sein könne, da ja gerade in der Richtung des Verlustes die größte Anziehung ausgeübt werde, und Loir wies ja, wie oben angeführt, nach, daß bei gleicher Oberflächengröße je nachdem, ob ein vollständiger oder verletzter Kristall vorliegt, verschiedene Gewichtszunahmen erfolgen, also nicht etwa bloß die an der Oberfläche gelegenen Massenteilchen die Menge der Ablagerung bestimmen. Daß vollends im Reiche der Organismen und wiederum am meisten bei den Tieren »Eigengesetzlichkeiten« vorkommen, braucht wohl nicht erst erläutert zu werden: am deutlichsten zeigt sich dies im »Bewußtsein«, das wir nach den an uns selbst gewonnenen Erfahrungen (Erwachen aus Schlaf oder Ohnmacht!) als unter gewissen äußeren Umständen dem Lebendigen hinzukommend, ansehen müssen, ohne daß sich dasselbe aus den den Körper zusammensetzenden Organen (etwa Gehirn, Nerven usw.) und den äußeren Reizen »erklären« ließe. Die Veränderungen desselben freilich sind ganz gesetzmäßig mit den Veränderungen niedrigeren Grades verknüpft (was nicht zutreffend von vielen unter dem Schlagworte »psychophysischer Parallelismus« begriffen werden dürfte).

Driesch weist aber die lückenlose physikalisch-chemische Causalität des psycho-physischen Parallelismus ab (S. 221), sowie auch die Anschauung zurück, daß immer, wenn eine Reihe gewisser kompli-

zierter physikalischer und chemischer Faktoren zusammentrifft, als Ausfluß etwas Lebendiges mit neuen selbstgesetzlichen Eigenschaften entstehe, sondern »neben das einzelne Zusammensetzende, ja über es tritt die Zusammengesetztheit als ‚Einzelnes'. Ihr Studium hat neben dem Studium des einzelnen Zusammensetzenden einherzugehen: es führte zu unsern Autonomiebeweisen; es zeitigte den Entelechiebegriff«.

Was hat es nun mit den Autonomiebeweisen für eine Bewandtnis?

Der erste, auf die Differenzierung »harmonisch-äquipotentieller Systeme« gegründete Beweis stützt sich auf Versuche an Seeigeleiern, an Stämmchen von *Tubularia* und an *Clavellina*. Ein beliebiges Element (Zelle bei Seeigeleiern, Querschnitt bei den andern Organismen) kann eine verschiedene Differenzierung erfahren, je nachdem es von einem bestimmten gewählten fixen Punkte einen gewissen Abstand (a) besitzt und je nachdem die Größe (g) des ganzen Systems zur Herstellung der Proportionalität (Harmonie) verändert ist, was DRIESCH ausdrückt: »So können wir denn allgemein sagen, daß die prospektive Bedeutung (S) eines beliebigen Elementes unsrer Systeme neben dem Abstand (a) von einem fixen Punkt, auch von der absoluten Systemgröße (g) allgemein abhängt: $S = f(a, g)$« (S. 204).

»Wir wollen die innere Größe, welche allem soeben Geschilderten, der Harmonie, der besonderen prospektiven Potenz und dem Speciescharakter gemeinsamen Ausdruck gibt, als E bezeichnen; wir können jetzt also die Gleichung $S = f(a, g, E)$ aufstellen, wo E zum Unterschied von den beiden übrigen Größen unter dem Funktionszeichen eine konstante Größe darstellt.«

DRIESCH glaubt nun für die Größe E den Ausschluß des »Maschinellen« erweisen zu können: »Es müßte also jeder beliebig gedachte Teil des Ganzen jene unendlich komplizierte Maschine ganz enthalten; ja, da jeder ‚absolute' Teil des Ganzen im künstlich hergestellten Teile jede relative Rolle spielen kann — da ja die Schnitte der Operation beliebige sind — so müßte jedes Systemelement jeden Teil der unendlich komplizierten Maschinerie, aber jeweils von einer andern Maschine enthalten. Es würden unendlich viele Maschinerien, je um unendlich wenig, um ein ‚Differenzial' verrückt, übereinander liegen. Ja, bei Objekten wie *Clavellina* und *Tubularia* kämen zu den unendlich vielen Maschinen normaler Größe, welche etwas verrückt einander überlagern, noch unendlich viele andre von unendlich vielen verschiedenen Größen hinzu, welche jene wieder in unendlicher

Variation überlagern müßten: weil ja die absolute Systemgröße, nicht nur der Abstand a, in die Formel eingeht, wäre dies der Fall.«

»Solche Analyse hebt aber den Begriff der Maschinerie, der physikalisch-chemischen Mannigfaltigkeit, als Grundlage der Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme auf. Der Maschinenbegriff wird hier in wahrem Wortsinne ‚unsinnig'.«

Allerdings, wenn an starre Maschinen gedacht wird! Da jedoch die Organismen, wie des längeren erörtert, auf keinen Fall als starre Systeme, vielmehr stets vorwiegend und oft fast durchaus als flüssig anzusehen sind, so kann eine proportionale Verkleinerung durch Umordnungsvorgänge erreicht werden, ohne daß vorgebildete Maschinen von »unendlich vielen verschiedenen Größen« vorhanden zu sein brauchen (abgesehen davon, daß »unendlich« viele Fälle nicht wirklich vorliegen).

Daß wir nicht fehlgehen, wenn wir den Aggregatzustand für die Umbildungsfähigkeit verantwortlich machen, erweisen nun die Kristalle. Betrachten wir zunächst starre Kristalle auf ihre Fähigkeit hin, den von Driesch für das Genügen der »Entelechie« aufgestellten Forderungen zu entsprechen.

Verstümmeln wir dieselben in beliebiger Weise und betrachten wir nun einen Punkt an der Oberfläche eines solchen Torso von der Größe g, der den Abstand von einem beliebig gewählten fixen Punkte, sagen wir z. B. dem Schnittpunkte der Kristallachsen besitzt, und lassen den Kristall durch Verdunsten der Nährlösung wachsen, so wird der Punkt überhaupt keine Veränderung erfahren, er wird nicht imstande sein, seine Lage zur Herstellung der Proportionalität zu verlassen: demnach ist das, was er darstellt (Punkt in einer Achse oder bestimmtem Flächenkomplex) keine von g abhängige Größe und seine prospektive Potenz unveränderlich, $S = a, k$; für die Einwirkung eines E bleibt also keine Variable übrig[1]).

Schützen wir hingegen die Flüssigkeit vor dem Verdunsten, so verändert sich g nicht und nun kann durch Ablösung der Punkt a seine Stellung verlassen und sich an eine andre Stelle zur Herstellung der Proportionalität begeben, also eine andre »prospektive Bedeutung erlangen«: $S = f(a, g)$ und wir haben nun das Recht jenes E als »Konstante«, die der Harmonie, der besonderen prospektiven Potenz (d. i. prospektiven Bedeutung) und dem Speciescharakter gemeinsamen

---

[1]) Trotzdem wird die Harmonie durch Regeneration wieder hergestellt, es ist aber dann nicht mehr die Größe g beibehalten.

Ausdruck gibt, mit eben solcher Berechtigung wie bei den Organismen einzusetzen $S = f(a, g, E)$.

Wir haben also durch Erhaltung des flüssigen Aggregatzustandes in der Nährlösung die Umbildungsfähigkeit des Kristalles und damit auch seine Übereinstimmung mit der »Entelechieformel« erreicht.

Man kann jedoch einwenden, daß das abgelöste Partikel überhaupt nicht mehr als ein zum Systeme gehöriger Punkt zu betrachten sei und daher die Anwendung der Formel nicht angängig. Obzwar nun diese mehr oberflächliche Verschiedenheit dadurch beseitigt ist, daß man ja bloß Kristalltorso + Nährlösung als das geforderte System anzusehen braucht, so können wir doch die Analogie noch weiter treiben, indem wir nur innerhalb der Kristalle wirkende Kräfte spielen lassen.

Das Mittel hierzu geben uns die Versuche mit den quellbaren Hämoglobinkristallen an die Hand. Hier kann aus einem gequollenen Bruchstück die Entquellung eine proportionale Ganzbildung ohne Beteiligung äußerer Agentien durch innere Umlagerungen des (halbflüssigen) Inhaltes resultieren und hier entspricht ein in einem ursprünglichen Abstand a z. B. vom Kreuzungspunkte der ursprünglichen Kristallachsen gelegener Punkt der Forderung, zu der an der betreffenden Stelle zu erzielenden Form, sei es nun Ecke oder Kante oder Fläche, sich in passender Weise, »harmonischer« Verknüpfung, einzustellen, hier ist also $S = f(a, g, E)$ gültig, ohne daß eine »Lebens«-entelechie vorläge!

Natürlich sind wir uns des Unterschiedes bewußt, daß nämlich im Kristalle alle Teilchen stofflich gleichwertig sind, während in dem entwickelten Organismus verschieden »differenzierte« Organe vorkommen, die nicht bloß der Form und Lage im ganzen, sondern auch der chemischen Zusammensetzung und der »Funktion« nach verschieden sind. Dies ist eben der Unterschied in der Kompliziertheit zwischen Kristallen und Organismen.

Nun würden wir allerdings eine der Art nach verschiedene »Kategorie« darin erblicken können, wenn die »Lebensentelechie« es zustande brächte, aus chemisch-gleichem Anfangsprodukte die an jeder Stelle von der Harmonie geforderte Organdifferenzierung zu erzeugen, bald jenen, bald diesen Chemismus entstehen zu lassen. Das ist aber bei genauerem Zusehen gar nicht der Fall: hier muß auf die Beschränktheit der Regenerations- (oder allgemeiner Regulations-) fähigkeit hingewiesen werden: die Seeigeleier, um bei Drieschs eignen Beispielen zu bleiben, sind keine total äquipotentiellen Systeme

wie etwa die Kristalle, sondern benötigen zur Herstellung der harmonischen Proportionalität ein von Punkt zu Punkt wechselndes Plasmamaterial, das bei jeder Zellteilung nach den Boverischen Untersuchungen in gesetzmäßiger, wenn auch bei dem zähflüssigen Zustande der Eier nicht unbedingt bestimmter Weise aufgeteilt wird. Wie sehr gut aus den Deformationsversuchen hervorging, entsteht nur dann eine harmonische Proportionalität, wenn die Zuordnung der wechselnden chemischen Punkte sich durch die Mittel der Oberflächenspannung (und vielleicht noch andrer Art) wieder ausgleichen konnten.

Bezüglich *Tubularia* erinnere ich an die für die Hydropolypen nachgewiesene »Minimalgröße«, die Unvertretbarkeit von Entoderm und Ectoderm durch das andre Keimblatt, den »roten, hydrantenbildenden« Stoff; bezüglich *Clavellina* daran, daß es sich um ein durch Knospen fortpflanzungsfähiges, offenes Tier handelt, das also bei der Aufdifferenzierung auch abgesehen von den Keimprodukten die verschiedenen differenten Plasmen (die zusammen das vollwertige Keimplasma ausmachen dürften) nicht vollkommen aufteilen, sondern in allen Regionen noch etwas undifferenziertes beibehalten. [Wie ich mir Rückbildung und »Morphallaxis« denke, als Zusammenwirken der gegebenen physikalischen Faktoren (Oberflächenspannung, Aggregatzustand) und der vom Chemismus abhängigen spezifischen Form ist teils im vorausgehenden erörtert worden, teils wird es noch im folgenden Abschnitt zur Erörterung gelangen.]

Auch hier dürften übrigens die einzelnen Keimblätter für sich nicht regenerationsfähig sein, eine Frage, die Driesch selbst aufgeworfen (S. 198), aber noch nicht experimentell geprüft hat. Auch die Notwendigkeit von Kern und Plasma zu restitutiven Prozessen muß im Auge behalten werden. Drieschs zweiter Beweis des Vitalismus schließt sich unmittelbar an den ersten an: »Jene komplexäquipotentiellen Systeme, welche der tierischen Regeneration, der restitutiven Tätigkeit des Cambiums, der Begonienhaut zugrunde liegen, welche von den Fortpflanzungsorganen repräsentiert werden, sind alle einmal aus einer Zelle durch fortgesetzte Teilung hervorgegangen« (S. 208).

»Also hat unsre Maschinerie von unendlich hoher typischer Komplikation sich fortgesetzt geteilt und ist doch immer ganz geblieben. Das gibt wiederum keinen Sinn[1]), das ist wiederum ‚unsinnig'« (S. 209).

»[1]) Im einzelnen ist hier besonderes Gewicht darauf zu legen,

daß die fingierte Maschine nach den drei Richtungen des Raumes in verschiedener Weise typisch zusammengesetzt sein müßte, da der Organismus solches ist. Sie darf also nicht so vorgestellt werden, daß man sich eine nur in einer Ebene, also nur nach zwei Richtungen, typisch verschiedene Maschine sehr oft übereinander gelegt denkt.

Mathematisch gesprochen entspräche, etwa bei Wirbeltieren, jedem $+x$ und $-x$, jedem $+y$ und $-y$ eine jeweils andre typische Spezifität des einzelnen, und nur für z wären (der ‚Bilateralität' halber) die +- und die —-Werte einander gleich, natürlich aber von den x- und y-Werten verschieden.« (Anm. das.)

Eine »Maschinerie«, die sich fortgesetzt teilt und doch ganz bleibt, stellen aber doch die flüssigen Kristalle LEHMANNS dar, und daß eine vollkommene Flüssigkeit nicht notwendig ist, das beweisen die »weichen« Kristalle, z. B. des Chloresterylbenzoates (LEHMANN, 1904, S. 34, Fig. 26), die sich fortgesetzt teilen lassen und ihre nach den drei Richtungen des Raumes typisch verschiedene Differenzierung immer sogleich wiederherstellen. In weiterem Sinne leisten ja alle Kristalle das Geforderte.

Wieder tritt uns bloß der Unterschied zwischen Kristallen und Organismen entgegen, daß bei letzteren die chemische Zusammensetzung von Punkt zu Punkt wechseln kann, aber wiederum wird eben die typische Differenzierung in Abhängigkeit der Chemismen bloß dann sich harmonisch entwickeln können, wenn bei den fortgesetzten Teilungen die Chemismen in richtiger Weise verteilt werden (Kernteilungsfiguren!).

Denken wir uns einen flüssigen Mischkristall (wie solche von LEHMANN dargestellt wurden), und zwar bestehe er aus zwei chemisch verschiedenen Halbkugeln, die sich mit ihren ebenen Flächen aneinander gelegt haben, und durchtrennen wir nun diesen Tropfen in irgend einem Querschnitte senkrecht auf diese Berührungsebene, so können wir den Kristalltropfen in beliebig viele Teile teilen und jeder Teil bleibt doch ganz; hier haben wir sogar wechselnde chemische Zusammensetzung. Noch leistungsfähiger könnte man sich das System vorstellen, wenn die eine kristallinische Substanz die andre umhüllt (was z. B. geschieht, wenn aus einer Lösung die eine Substanz sich leichter abscheiden würde als die andre), denn dann würde jeder Schnitt, der nur die Kugel und Kugelschale nicht voneinander trennen darf [vgl. Ectoderm und Entoderm!], die »Maschine« ganz bleiben lassen.

Nur der Vollständigkeit halber seien mit wenigen Worten die weiteren zwei Beweise Drieschs gestreift, die auf die Analyse der organischen Bewegungen gegründet sind. Zu unserm gegenwärtigen Thema stehen sie ja nur in loserer Beziehung.

»Die Geschichte des Individuums liefert nur die Elemente für künftige Handlungen. Wohl bieten sich diese in bestimmten Kombinationen dar: aber das Reaktionsbestimmende kann sie anders kombinieren.«

Eben das unterscheidet den Organismus vom Phonographen und von ähnlichen Maschinen, die nur gegebene Kombinationen in der Spezifität ihres Gegebenseins reproduzieren können. Diese Maschinen werden nicht in ihren Reaktionen »auf Grund einer historischen Reaktionsbasis mitbestimmt, sondern durch die Spezifität ihrer Geschichte fest determiniert« (S. 219).

»..Eine außerordentlich kleine Variation der Zusammensetzung des Reizes kann die Zusammensetzung der Reaktion fundamental ändern, und anderseits kann diese sich beinahe oder sogar durchaus gleich bleiben, wenn die Zusammensetzung des Reizes fundamental geändert wird. Wenn ich einem Bekannten auf der Straße zurufe: ‚Dein Vater ist schwer erkrankt', oder wenn ich statt ‚Dein' ‚Mein' ausspreche, also nur einen Buchstaben ändre, so ist der Effekt trotzdem durchaus verschieden; die ‚Reize', ‚Dein Vater ist gestorben', ‚Tuo padre è morto', ‚Your father is dead' haben dagegen trotz der vollständigen Verschiedenheit ihrer Kombination denselben Effekt — vorausgesetzt, daß der Angeredete die drei Sprachen ‚versteht'!«

»Jedenfalls ist keine Maschine zu ersinnen, welche die Individualität der Zuordnung leisten könnte.... ‚Das Reaktionsbestimmende' bei Handlungen ist keine Maschine, es ist eine Art ‚Entelechie'; wir wollen hier von ‚Psychoid' reden, um das Wort Psyche der reinen Psychologie zu reservieren« (S. 221).

Der erste zitierte Absatz scheint mir nichts andres als die Ablehnung der Determination des Willens, also die Behauptung eines »freien Willens« zu statuieren, der natürlich trotzdem gewissen, nicht mit dem sonstigen Verhalten des Systems zusammenhängenden Gesetzen folgen könnte. Bekanntlich läßt sich jedoch sehr wohl die vollständige Determination des Willens in den psychologischen Phänomenen (oder wenn man den Ausdruck vermeiden will, der Handlungsreaktionen) verteidigen (vgl. Mach, ferner: Przibram, Exp. Morph., 1904 S. 29 ff.): die an und für sich bestrittene Tatsache darf jedenfalls zu einem einwandfreien Beweise nicht verwendet werden.

Der zweite zitierte Absatz scheint mir bloß den »Auslösungscharakter« der Reize in einem besonders hoch komplizierten Systeme zu umschreiben: Der Ausdruck »Dein Vater ist schwer erkrankt«, oder »Mein Vater ist schwer erkrankt«, bestimmt ja nicht direkt den Effekt, sondern er löst das Aufsteigen (ins Bewußtsein treten) von Gedankenkomplexen (die der »historischen Reaktionsbasis« angehören) aus und diese erst bestimmen die (Gemütsveränderungen und) Handlungen. Tritt an Stelle von »Dein« »Mein«, so ist der ausgelöste Komplex ein andrer, unter Umständen ein ganz verschiedener und bestimmt als solcher ganz verschiedene Handlungen; bei Auslösungen ist eben der Effekt dem Reize durchaus nicht adäquat.

Hingegen haben die Reize »Dein Vater ist gestorben«, »Tuo padre è morto«, »Your father is dead«, »trotz der vollständigen Verschiedenheit ihrer Kombination« denselben Gedankenkomplex, wenn sie infolge der Erlernung der Sprache eben mit dem betreffenden Gedankenkomplex (oder einzeln mit dessen einzelnen Elementen) in Verbindung getreten und der »historischen Reaktionsbasis« auf diese Art einverleibt waren.

Den letzten Beweis entnimmt Driesch den Ergebnissen der Hirnphysiologie:

»Es können nun im Hirn operativ gesetzte Störungen aufgefaßt werden als integrierende Bestandteile des Gesamtzustandes des Organismus, welche, mitsamt seiner Reaktionsbasis und mitsamt den auslösenden Reizen, die Reaktion bestimmen. Fällt diese trotz der Störungen typisch aus, und das ist nach Überwindung der direkten Schädigungsfolge der Operation sicherlich in vielen Fällen der Fall, so zeigt solches, daß die centralen Leitungsbahnen in unbestimmt variierbarer und doch harmonischer Weise benutzt werden können. Also sind nicht etwa feste maschinell-tektonische Beziehungen in den Centren die Grundlage der Bewegungseffekte, sondern — etwas andres.« »Die Hirnrinde, soweit sie Vertretbarkeit zuläßt, erscheint hier als etwas, das wohl passend als funktionelles harmonisch-äquipotentielles System bezeichnet werden könnte« (S. 223).

Da nach den vorausgegangenen Erörterungen die harmonisch-äquipotentiellen Systeme mir keine »Entelechie« notwendig zu haben scheinen, so braucht nur noch auf das Funktionelle eingegangen zu werden: ich stelle mir das Benutzen neuer Bahnen nach dem Verluste der alten durchaus in dem Sinne einer Kompensation vor, wie sie in formbildender Beziehung etwa bei den *Alpheus*-Scheren oder noch deutlicher bei der Übernahme der Funktion durch das rudi-

mentäre Operculum bei Serpuliden (*Hydroïdes* z. B.) hervortritt. Auch hier kann ich demnach nur etwas von einfacheren Geschehensweisen (Eigengesetzlichkeiten) dem Grade nach durch die Kompliziertheit, nicht aber durch eine ganz andre Kategorie Gekennzeichnetes, erkennen.

Insofern also Drieschs Beweise eine fundamentale Verschiedenheit der organischen Wirkungsweisen von den anorganischen statuieren sollen, muß ich dieselben auf Grund der Kristallanalogien zurückweisen.

Einige beachtenswerte Gedanken zur Kritik Drieschs hat H. Friedmann geliefert; in seiner »Konvergenz der Organismen« (1904) weist er (S. 223) darauf hin, daß bereits der Raum eine dynamische Teilbarkeit besitzt, die ein Element der Proportionalität bei Verkleinerung (oder Vergrößerung) in sich schließt: für jedes abgegrenzte Stück unsres[1]) Raumes bleibt eine bestimmte Wirkungsregel aufrecht. Weiterhin (S. 226) schreibt er:

»Ich kann zuletzt die Autonomie des Lebensgeschehens nur als mit seiner Spezifität zusammenfallend erachten. In dem oft angezogenen Vergleiche des Kristalls zeigt sich in der Tat eine nicht unwesentliche prinzipielle Übereinstimmung. Auch hier realisiert sich die örtlich proportionierte Funktionalität noch an jedem Fragmente, und mehr oder weniger ‚notwendig verknüpft' mit der Form treten andre Eigenschaften im wachsenden Kristall hervor. Aber dieses Wachstum ist in sich ein typisch gleiches. Der Kristallorganismus legt sich regelmäßig nicht vermöge nach Richtung und Geschwindigkeit verschiedener Differenzierungsprozesse in Teile auseinander. Mit dem organischen Prinzip der Wachstumsrelation tritt ein neues Prinzip auf, das der Spezifität.«

Friedmann scheint also auch das Zusammenfallen der größeren Leistung des Organismus mit dessen größerer Komplikation ins Treffen zu führen: freilich ist der vorletzte Satz recht unglücklich stilisiert: die im Kristalle auftretenden Formbildungen sind ja gerade vorwiegend, ja fast stets ausschließlich nur durch Richtung und Geschwindigkeit verschieden, das was beim lebenden Organismus wechselt, ist außerdem chemische Zusammensetzung.

Seinen »Beweisen« hat Driesch eine Reihe von Indizien angeschlossen, die ich nicht mehr besonders zu besprechen brauche, da der Autor selbst sie nicht für ausschlaggebend hält.

---

[1]) Bezüglich des Anteiles, den die »ebene« Beschaffenheit unsres Raumes am Formbildungsgeschehen hat, lassen sich einige interessante Aussagen machen, die aber erst gelegentlich später zur Sprache kommen sollen.

Bloß das Indizium der »äquifinalen Regulationen« (1905, S. 213) möge besprochen werden, weil S. Holmes (1904) denselben Gedanken mit besonderer Betonung der Verschiedenheit zu den Kristallen geäußert hat: während er nämlich die Ähnlichkeit dieser mit dem Organismus in der Tendenz zur normalen Gänze anerkennt (S. 275), hebt er als unterscheidendes Merkmal hervor, daß die Kristallregeneration nur durch eine stereotype Methode vor sich gehe, während derselbe Organismus auf verschiedenen Wegen (Regeneration und Morphallaxis usw.) dasselbe Ziel zu erreichen wisse. Ist es nach den vielfach zitierten Versuchen an Hämoglobinkristallen und an Kristallen in gesättigter Nährlösung noch notwendig, ausführlich hierüber zu sprechen? Der Hämoglobinkristall kann auf zwei ebenso verschiedenen Wegen, wie etwa die Planarie zur »Gänze« gelangen: durch Zuwachsen neuer Teile oder durch Umbildung des ganzen Torso. Daß der erstere Prozeß bei gewöhnlicher Verletzung, der letztere bloß nach vorhergegangener Quellung einzutreten scheint, kann nicht als Einwand benutzt werden, da doch eine verschiedene Ursache auf jeden Fall, auch bei den Organismen für eine verschiedene Wirkung vorhanden sein muß, wie z. B. Driesch auch ausdrücklich bezüglich der verschiedenen Restitutionsmethoden des Kiemenkorbes von *Clavellina* betont. Auch bei den Alaun- (oder Rechtsweinsäure-) kristallen ist der eingeschlagene Restitutionsweg, je nachdem die Lösung frei verdunsten kann oder vor dem Verdunsten geschützt ist, notgedrungen ein verschiedener. Es dürfte daher selbst im Sinne von Driesch die Frage »ob die bloße Tatsache der Äquifinalität bei weitgetriebener Analyse zu einem neuen, selbständigen Beweise der Lebensautonomie geeignet wäre« (Vitalismus, 1905, S. 213), eine negative Antwort erheischen.

Der große Molekularphysiker Lehmann führt vielfach in seinen Schriften über die flüssigen und fließenden Kristalle Analogien zu den Organismen an, »damit soll aber nicht behauptet werden, daß die Ähnlichkeit eine tiefergreifende ist« (1904, S. 250). Lehmanns Zurückhaltung dürfte mit der Kenntnisnahme der »Morphallaxis« und der Umordnung in Eiern wohl verschwinden; er schreibt nämlich S. 251): »Der Nachweis, daß auch in zweifellos flüssigen Körpern eine molekulare Richtkraft auftreten kann, wie sie die Struktur der flüssigen Kristalle bedingt, läßt die Bedenken, die früher gegen den Flüssigkeitszustand des Protoplasmas« geltend gemacht wurden, minder schwerwiegend erscheinen; was sich auf einen früher geäußerten Gedanken zurückbezieht: »‚Fließen' eines Organismus, wobei wie bei

einer strömenden oder wirbelnden Bewegung die Teilchen in völlig veränderte Lage kommen, sogar Teile von der Oberfläche ins Innere gelangen können, ist ganz ausgeschlossen. Das Leben ist an den festen Aggregatzustand gebunden.«

Neuere Schriften LEHMANNS (1905—1906) zeigen, daß dieser Forscher sich immer mehr der Anschauung einer Analogie zwischen den bei Kristallisation und Organisation tätigen Kräften nähert.

Wenden wir uns nun zu jenen Forschern, die sich gegen das Heranziehen der Kristallanalogie ausgesprochen haben, so finden wir die verschiedenartigsten Gründe angeführt.

TH. BOVERI (1904, S. 20) spricht von der Notwendigkeit des »Individualisiertseins« des Chromatins (vgl. hierzu: BAYER, 1904, unsre Einleitung), was wir erst an einer späteren Stelle, da nicht mit dem Regulationsproblem im Zusammenhang, zu besprechen haben werden (ähnlich O. LIEBE, 1901).

D. BARFURTH (1903, S. 1) spricht der Kristallregeneration das Kriterium »echter Regeneration« ab, weil »Regeneration in Wiederherstellung eines organisierten Ganzen« besteht; das ist eigentlich reine Definitionssache, nach der von mir gegebenen Definition (1902, S. 74): »Unter Regeneration versteht man die abermalige Bildung verloren gegangener Teile einer morphologischen Einheit« ist die Kristallregeneration mit subsummierbar. Die Beschränkung auf ein »organisiertes Ganze« ist aber rein willkürlich, da damit kein im Wesen der Regeneration liegender Begriff neu eingefügt wurde, sondern ein aus der Beschränkung auf einen besonderen Fall mitgegebener: man könnte dann mit demselben Rechte »Regeneration in Wiederherstellung eines (organisierten) tierischen Ganzen« erblicken und die Regeneration bei Pflanzen[1]) dann aus dem gleichen Grunde nicht als »echte Regeneration« gelten lassen.

(TH. FECHNER, der in »Nanna«, über das Seelenleben der Pflanze, 1848, den Unterschied zwischen Organismen und Anorganischem in der »Gleichgültigkeit der Form« der letzteren suchte, können wir wohl hier übergehen, da er gar nicht an die Kristalle gedacht haben kann.)

Auch O. MAAS (1903, S. 5) kann nicht an die Kristalle und ihre Regenerationsfähigkeit gedacht haben, wenn er die Organismen **im Gegensatze** zur anorganischen Natur auf Eingriffe mit Regulationen antworten läßt.

---

[1]) Vgl. die oben angeführten Fälle »echter« Pflanzenregeneration. Seither hat BARFURTH im Biophysikal. Centralbl. (Bd. I) eine weniger ablehnende Haltung angenommen.

L. v. MÉHELY (1902, 1905, S. 251) sieht eine gewisse Übereinstimmung zwischen Kristall und Organismus in der Herstellung eines formalen Gleichgewichtszustandes; die Regenerationsprozesse der Lebewesen seien jedoch von denen der Kristalle wesentlich verschieden, »da der lebende Körper die zu seiner Ergänzung notwendigen Stoffe selbst liefert«. Da, wie wir sahen, auch der Kristall unter Umständen den Stoff selbst zu liefern imstande ist und das Hindernis für das allgemeine Eintreten dieser Erscheinung in dem starren Zustande der meisten Kristalle zu suchen ist, so kann der Einwand zurückgezogen werden.

T. H. MORGAN hat sich mehrmals und vielleicht von allen Gegnern der Analogie am schärfsten ausgesprochen; dennoch sind seine Einwände nach Heranziehung der Versuche über Kristallregulationen hinfällig. In einem Artikel: »Regenerationen, alte und neue Interpretationen« (1899, S. 188) schreibt MORGAN in einer Kritik der SPENCERschen Anschauung: »So schlagend der Vergleich zwischen dem Wachstum eines verstümmelten Kristalls und der Regeneration eines verletzten Tieres oder einer verletzten Pflanze ist, so wird doch die Leere und Oberflächlichkeit des Vergleiches sogleich offenbar bei genauerer Betrachtung.«

»Es ist irreführend, davon zu sprechen, daß das ganze Aggregat [Kristalle] über seine Teile eine Kraft ausübt« [a].

»Seine [RAUBERS] Resultate zeigen, scheint es mir, sehr klar, daß der Vergleich nur eine allgemeine Analogie ist; und sobald wir den Vergleich weiter verfolgen wollen, bricht derselbe in jedem Punkte zusammen.«

»Zweifellos wird gegenwärtig von jedermann zugegeben werden, daß die Form des Kristalls irgendwie durch die chemische Zusammensetzung der Substanz, aus welcher der Kristall besteht, bestimmt ist, und gleicherweise, daß die Form eines Tieres auch durch die Stoffe bestimmt wird, aus denen dasselbe zusammengesetzt ist; aber der verstümmelte Kristall erlangt seine ursprüngliche Form nur, wenn durch gesättigte Lösung von der gleichen Substanz des Kristalls umgeben« [b]. »Neue Substanz wird dann über die gesamte Oberfläche sowohl als auch über den abgebrochenen Teil hinzugefügt« [c]. »Anderseits ist der Regenerationsprozeß bei einem Tiere oder einer Pflanze hiervon ganz verschieden. Das neue Material, wenn welches überhaupt gebildet wird, kommt aus dem Innern des Tieres oder der Pflanze [d]. Weiters: ein Tier, das langsam verhungert und an Größe abnimmt, wird einen fehlenden Teil regenerieren [e]. Mehrere

der niederen Formen wiederum regenerieren, indem sie das gesamte Stück in die typische Form umwandeln. Kann jemand für einen Augenblick glauben, daß ein solcher Prozeß vergleichbar ist der Wiederergänzung der Form eines Kristalles? [f]. Falls weitere Beweise verlangt werden, mag auf jene Fälle aufmerksam gemacht werden, in welchen ein Organ verschieden der Art nach von dem abgeschnittenen regeneriert wird« [g]......

»Es wäre nicht schwer, in weitläufiger Weise diese Verschiedenheitspunkte zu vermehren, aber ich hoffe, was ich hier gesagt habe, wird genügen, um zu zeigen, wie wenig wir durch SPENCERS Vergleich gewinnen können.«

Zu den sieben, durch eingeklammerte kleine lateinische Buchstaben von mir bezeichneten Punkten läßt sich folgendes bemerken[1]:

Zu a]: Der Kristall muß sehr wohl über sein ganzes Aggregat eine Kraft ausüben, da ja sonst die »Ausflächung«, d. i. das oben besprochene Mitauftreten zugehöriger Flächenkomplexe nach Anschleifen einer künstlichen, aber in dem betreffenden Kristallsysteme möglichen Fläche unmöglich wäre; sowie auch aus den zu den weiteren Punkten zu bemerkenden Gründen.

Zu b]: Der weiche Kristall bedarf zur Herstellung der Form keiner Umgebung durch das Lösungsmittel.

Zu c]: Starre Kristalle können, wenn die Nährlösung vor dem Verdunsten geschützt wird, regenerieren, ohne daß über die ganze Oberfläche neues Material hinzugefügt würde; überdies läßt sich die Regeneration auch bei dem Wachstum infolge Verdunstung der Nährlösung auf die allgemeine Anlagerung von Substanz nicht zurückführen, wie bereits von JORDAN erläutert.

Zu d]: Das neue Material zur Herstellung der Form kann, wie aus Bemerkung *b* hervorgeht, auch aus dem Innern des Kristalls kommen; ebenso auch bei den quellbaren Kristallen.

Zu e]: Ein Kristall, der an Größe abnimmt, ist dennoch imstande verlorene Teile zu ergänzen (Versuche an Rechtsweinsäure, sowie auch aus Bemerkung zu *c* hervorgehend).

Zu f]: Bei den Hämoglobinkristallen kann das gesamte Bruchstück in eine verkleinerte Ganzbildung der ursprünglichen Kristallform umgemodelt werden; sofort stellen übrigens die weichen und

[1]) Neuerdings bringt BORDAGE (1905) einige derselben Gründe gegen die Kristall-Analogie vor, so daß die folgende Widerlegung auch als Antwort für ihn gilt.

flüssigen Kristalle den ursprünglichen Formzustand nach Zerteilung wieder ohne Wachstum her.

Zu g]: Es ist bereits im pragmatischen Abschnitte erläutert worden, daß eine Analogie zur »Homoeosis« oder meristischen Heteromorphose bei den Kristallen infolge des Fehlens meristischer Teile nicht erwartet werden darf, hingegen eine polare Umkehrung durch »Schiebung« bei den Kristallen herzustellen ist und die betreffenden Stellungsgesetze mit denen bei Organismen übereinstimmen, soweit nicht der Aggregatzustand Verschiedenheiten bestimmt.

1901 äußerte sich Morgan in einem Aufsatze »Regeneration beim Ei, Embryo und Erwachsenen« (S. 969): »Ein Stück eines Kristalls ordnet nicht seine Teile, noch weniger seine Achsen neu, um ein neues Ganze kleinerer Größe zu bilden, sondern erhält auf seiner Oberfläche von der gesättigten Lösung, in der es liegt, neues Material aufgelagert, das in jeder Beziehung den ursprünglichen Achsen und Ebenen entspricht. In einem Stücke eines Eies oder eines Tieres, wandelt sich im Gegenteile die ganze alte Struktur in ein neues Ganzes um, in manchen Fällen eine Veränderung der Achsen mit sich bringend.« Das ist bereits durch die Bemerkungen zum vorigen Zitate erledigt.

1904 bringt Morgan ein neues Argument gegen die Kristallanalogie (S. 393):

»Vielen Autoren schien es, daß der Faktor der Polarität etwas von der Natur einer Kristallisationskraft sein könnte — um die nächstliegendste Analogie zu gebrauchen — eine Art ‚vollendendes‘ oder ‚ergänzendes Prinzip‘. Neuere Resultate haben unsre Ideen in bezug auf diese Erklärungsart, falls eine Analogie überhaupt eine Erklärung genannt werden kann, modifiziert. Die Tatsache z. B., daß beim Regenwurm und bei Planarien der neue Kopf im Verhältnis zum fehlenden Teile sehr kurz sein kann, zeigt an, daß eine ‚ergänzende‘ Kraft nicht von der Schnittfläche vorwärts wirke, sondern, was immer die Natur des Faktors sein mag, er großenteils von außen (Oberfläche) einwärts (d. i. gegen die Schnittendfläche). Dieser Punkt ist bereits von mir und von Driesch hervorgehoben worden.«

Eine Kraft, die von außen nach innen wirkt, ist die Oberflächenspannung: wie dieselbe bei der Formgebung der Kristalle (Regeneration der Hämoglobinkristalle mit vorwachsenden runden Kuppen, Regenerationen der weichen Kristalle, flüssigen Kristalle usw.) ebenso wie bei den Organismen eine große Rolle spielt, ist im pragmatischen Teile auseinander zu setzen versucht worden; mögen nun einige der

daselbst vorgebrachten Hypothesen richtig sein oder nicht, jedenfalls ist das von »innen« oder »außen« her wirken kein Unterscheidungsgrund zwischen Organismen und Kristallen.

R. NEUMEISTER kommt in seiner Schrift: »Betrachtungen über das Wesen der Lebenserscheinungen« (1903) auch auf die Kristallanalogie zu sprechen:

»Eine Form besitzt in seiner Weise auch der Kristall. Dasjenige, was ihn aber vom lebenden Organismus scharf und wesentlich unterscheidet, das ist seine Substanz, die im Gegensatz zum Organismus eines auf chemischen Umsetzungen beruhenden Stoffwechsels entbehrt« (S. 44).

»Und so treten uns die Organismen, wie FECHNER bemerkt, schon rein äußerlich als etwas Besonderes entgegen. Sie heben sich, indem sie sich immer erneuern und wiederholen, in ihrer Form und Weise ganz bestimmt und individuell heraus aus der Außenwelt, in welcher sonst ringsum die Formen und Weisen gleichgültig fließen und wechseln. Ganz wie das Tier tritt hierdurch die Pflanze der im Meere zerfließenden Welle, dem hin- und hergestoßenen Stein gegenüber«.

Ähnlich hatte sich bereits F. TIEDEMANN 1830 ausgesprochen.

Dem »Stoffwechsel« mag tatsächlich der Wert eines Unterschiedsmittels zukommen; jedenfalls entspricht er der höheren Komplikation der organisierten Formen. Von einer gleichgültigen Form kann aber doch beim Kristall, insbesondere wenn in Betracht gezogen wird, daß das Kristallindividuum zu »regenerieren« imstande ist, daß ein »Keimesminimum« existiert und daß (wie in einem späteren Abschnitte zu erläutern sein wird) der Kristall auf die Nährlösung einen formbestimmenden Einfluß ausübt, doch nicht die Rede sein: gleichgültig erscheint nur das, was eben keine Eigenform zu bilden imstande ist.

E. SCHWALBE (1906) glaubt nicht, daß man aus den Beobachtungen über Regeneration der Kristalle für das Verhältnis der anorganischen zur organischen Welt irgend etwas schließen könne, ohne jedoch auf seine Gründe einzugehen.

VERWORN läßt sich über die Kristallanalogie in seiner »Allgemeinen Physiologie« (1901) folgendermaßen aus:

»Man hat bei der Vergleichung der Organismen mit den anorganischen Substanzen mit Vorliebe den Fehler begangen, den Organismus einem Kristall gegenüber zu stellen, statt ihn mit einer Substanz zu vergleichen, die ähnliche Konsistenz, überhaupt ähnliche physikalische Verhältnisse bietet, wie die lebendige Substanz, also etwa mit einer dickflüssigen Masse« (S. 124). . . . .

»Wir sehen: wesentliche Unterschiede liefert uns die Vergleichung der Bauverhältnisse von lebendiger und anorganischer Substanz nicht, und wenn wir nicht durchaus der Neigung nachgeben, die lebendige Substanz immer nur mit dem Kristall zu vergleichen, sondern mit flüssigen Gemischen, so finden wir, daß sie sich in ihren Bauverhältnissen nicht mehr von leblosen Flüssigkeitsgemischen unterscheidet, wie diese untereinander, ja nicht einmal soviel wie diese von einem Kristall« (S. 125).

»Man hat schließlich auch in der Art des Wachstums« einen Unterschied zwischen Organismen und anorganischen Substanzen zu begründen gesucht, jedoch mit ebensowenig Erfolg. Zur Aufstellung dieses Unterschiedes hat wieder die unglückliche Gegenüberstellung des Organismus und des Kristalls geführt. Man sagte: der Kristall wächst durch ‚Apposition‘, der Organismus dagegen durch ‚Intussusception‘ der Teilchen, d. h. der Kristall wächst, indem sich an seiner Oberfläche ein Teilchen nach dem andern anlagert, wobei das Innere fest und unverändert bleibt, der Organismus dagegen, indem die Teilchen in das Innere aufgenommen und zwischen die schon vorhandenen zwischengelagert werden. Wenn man eine Zelle als Ganzes einem Kristall gegenüberstellt, ist das in der Tat nicht zu bestreiten; allein nicht alle anorganischen Körper sind Kristalle, und wir sahen bereits, daß wir die lebendige Substanz der Organismen ihren physikalischen Eigenschaften nach im wesentlichen nur mit einer flüssigen Masse in Vergleich setzen dürfen. Flüssigkeiten aber wachsen stets nur durch Intussusception, d. h. wenn man zu einer Flüssigkeit einen löslichen Körper hinzusetzt, etwa Salz zu Wasser, so löst das Wasser das Salz auf und lagert die Salzmoleküle durch Diffusion von selbst zwischen seine eignen Wassermoleküle hinein. Hier haben wir also genau denselben Vorgang wie beim Wachstum des Organismus« (S. 127—128).

Verworn erkennt also den flüssigen Zustand des Protoplasmas als maßgebend für die verschiedene Formbildungsart des Lebendigen gegenüber den starren Kristallen; er verwirft die Kristall-Analogie offenbar nur deshalb, weil ihm die plastischen Kristalle unbekannt sind.

A. Weismann wendet sich im »Keimplasma« (1892), ähnlich wie Morgan, gegen Spencer, nur daß diesmal nicht nur den Kristallen, sondern auch den Organismen die Fähigkeit abgesprochen wird, auf ihre Teile als Ganzes einen Einfluß auszuüben:

»Wären die ‚Einheiten‘ des Körpers fähig, sich unter dem Einfluß

des Ganzen beliebig umzugestalten und zu dem gerade fehlenden Teil zu kristallisieren, so müßten sie dies bei allen Arten tun können, wie bei allen Organen. Dies ist aber gerade nicht der Fall. Das Bein des Salamanders regeneriert sich, das der Eidechse aber tut es nicht. Ich werde im speziellen Teile dieses Abschnittes noch genauer zeigen können, daß Regeneration nicht auf einem allgemeinen Vermögen des tierischen Körpers, sondern daß es auf besonderer Anpassung beruht« (S. 139).

»Aus den Erscheinungen der Regeneration, wie sie uns heute vorliegen, läßt sich, wie ich glaube, mit Sicherheit ableiten, daß die Fähigkeit der Regeneration nicht auf einer primären Eigenschaft des Bion beruht, sondern daß sie eine Anpassungserscheinung ist« (S. 152).

»Wir werden so zu der Vermutung geführt, es möchte die allgemeine Regenerationsfähigkeit sämtlicher Teile eine durch Selection herbeigeführte Errungenschaft niederer und einfacherer Tierformen sein, die im Laufe der Phylogenese und der steigenden Kompliziertheit des Baues zwar allmählich mehr und mehr von ihrer ursprünglichen Höhe herabsank, die aber auf jeder Stufe ihrer Rückbildung in bezug auf bestimmte biologisch wichtige und zugleich häufigem Verluste ausgesetzte Teile durch spezielle auf diese Teile gerichtete Selectionsprozesse wieder gesteigert werden konnte.«

Weismann verwirft also die Kristall-Analogie bei Regeneration, weil ihm die Regeneration bei Kristallen offenbar eine allgemeine Eigenschaft, bei Organismen aber eine besondere, »durch Selection erworbene« zu sein scheint. Da Weismann jedoch das Entstehen der Regenerationsfähigkeit bei den Tieren bis zu den Protozoen hinabschieben muß, da auch diese das Regenerationsvermögen aufweisen, so läßt sich seine Ansicht nur im besonderen widerlegen, dafür bleibt aber auch seine Ansicht eine Annahme, die keines direkten Beweises fähig ist. Was nun aber die besonderen, von Weismann angeführten Fälle anbelangt, in welchen durch die größere Verlustwahrscheinlichkeit eines Gliedes ein erhöhtes Regenerationsvermögen hervorgebracht worden sein soll oder durch verminderte Verlustwahrscheinlichkeit (bei sonst gut regenerierenden Tiergruppen angehörigen Tieren) Glieder das Regenerationsvermögen verloren haben sollen, so haben sich dieselben teilweise auf unvollständige Literatur gestützt (wie die angebliche Unfähigkeit des Grottenolmes zu regenerieren, vgl. Goette, Entw. und Reg. der Molche, 1879), zum andern Teile hat es sich durch nachträgliche Versuche gezeigt, daß auch bei

den niedrigeren Verwandten der betreffenden Tiere ein analoges Regenerationsvermögen besteht, ohne daß das betreffende Glied jemals verloren ginge, und es sich daher um eine Steigerung einer gesunkenen Fähigkeit nicht handelt, z. B. bei der von WEISMANN in seiner Schrift »Tatsachen und Auslegungen in bezug auf Regeneration« (1899) als besonders schlagendes Beispiel aufgeführten Schnabelregeneration der Vögel, da die Kiefer der Reptilien und niedereren Wirbeltiere ebenfalls leicht regenerieren (vgl. I. WERBER, A. f. Entw.-Mech. 1905. S. 248).

In den »Tatsachen« führt WEISMANN noch andres gegen die Kristall-Analogie an, nämlich die Fakten der »Hypotypie«: »Solchen Tatsachen gegenüber kommt man offenbar nicht aus mit der Vorstellung einer allgemeinen Regenerationskraft, die den beschädigten ‚Lebenskristall' wieder in integrum restituiert, wenn ihm irgendwo ein Teil abgebrochen wird. Hier ergänzt sich der Kristall nach einem älteren Modell, und man sieht nicht ein, wie er dazu kommen sollte, da ja das Ganze so wenig geändert ist, wie bei einem Dodekaederkristall, dem man eine Spitze abgebrochen hat. Wenn nun plötzlich der fehlende Teil in einem andern ‚System' ‚kristallisiert', so kann dies nur darin seinen Grund haben, daß die Elemente, von denen diese Ergänzung ausgeht, nicht das zurückbleibende Ganze sind, sondern besondere Teile, die einem andern ‚System' angehören — oder, in die Sprache der Biologie übersetzt, daß an der verletzten Stelle Regenerationsanlagen älteren Ursprungs sich befanden und durch die Verletzung zur Entfaltung gelangten. Damit aber ist die Existenz von ‚Anlagen' erwiesen.«

Den Prämissen dieser Deduktion liegt der bereits bei MORGAN erwähnte Gedanke zugrunde, daß das Ganze bei Verstümmelung beim Kristall sonst unverändert bleibe, und das gleiche wird, in geradem Gegensatze zu MORGAN, vom Organismus behauptet. Daß »Morphallaxis« bei Organismen und bei Kristallen vorkommt, widerlegt beides. Außerdem sahen wir in der Ausflächung infolge Verstümmelung eine Veränderung der zuwachsenden Kristallteile eintreten: freilich treten bloß mögliche Flächen desselben Kristallsystems auf. Aber auch bei den Organismen treten ja nicht Formen andrer Arten, sondern minder hoch ausgebildete derselben Art auf (auf den phylogenetischen Wert der Hypotypie will ich hier nicht eingehen, vgl. Lit. PRZIBRAM, 1902).

Was nun den Beweis von »Anlagen« anbelangt, so sind solche besonderer Art nirgends nachgewiesen worden, sondern es liegt meist

eine weitgehende Umbildung der an der Verletzungsfläche liegenden Partien vor (vgl. sämtliche neuere Arbeiten über Histologie der Regenerationsprozesse).

[Geradezu unüberwindliche Schwierigkeiten scheinen mir aber der WEISMANNschen Auffassung durch die Tatsachen der kompensatorischen Hypertypie und der dabei auftretenden Hypotypie der Gegenseite bei *Alpheus* zu entstehen, weil dieser Prozeß wieder umkehrbar ist und ein »Nachhinken« von Regenerationsdeterminanten in WEISMANNS Sinne dies völlig ausschließen würde, vgl. PRZIBRAM, 1905.]

Zum drittenmal kommt WEISMANN in seinen »Vorträgen über Descendenztheorie« (1902) auf die Kristall-Analogie zu sprechen:

»Regeneration muß also in ihrer tiefsten Wurzel auf jenen ‚Affinitäten' zwischen den Teilchen beruhen, welche ihrer Anordnung vorstehen, diese zu erhalten und neu hervorzurufen imstande sind. So erscheint uns der Organismus nach dieser Richtung hin allerdings einem Kristall vergleichbar, dessen abgebrochene Spitzen sich aus der Mutterlauge wieder nach demselben Kristallisationssysteme ergänzen, offenbar auch infolge innerer richtender Kräfte, Polaritäten, die wir aber auch hier nicht genau präzisieren können. Der Unterschied vom Kristall aber liegt nicht nur — wie man bisher wohl anzunehmen geneigt war — darin, daß der Kristall der Mutterlauge bedarf, um zu wachsen und sich zu ergänzen, während die Lebenseinheit sich selbst das Material zu weiterem Aufbau schafft, sondern zugleich darin, daß nicht in jedem Organismus und nicht an jeder Stelle eines solchen Regeneration möglich ist, daß es vielmehr dafür besonderer ‚Anlagen' bedarf, ohne welche der betreffende Teil nicht entstehen kann. Die Unentbehrlichkeit dieser Anlagen, der Determinanten, aber scheint mir darauf zu beruhen, daß hier der Neubau nicht einfach durch Herbeischaffung organischen Materials geschehen kann, sondern daß es dazu ganz besonders und in jedem Falle anders behauener Steine bedarf, welche nur auf Grund historischer Überlieferung beschafft werden können, oder, um aus dem Bild zu treten, weil die Lebensteilchen, aus welchen das Organ wiederherzustellen ist, ein spezifisches Gepräge besitzen und eine lange Vorgeschichte hinter sich haben, weil sie also nur aus den durch Generationen hindurch überlieferten spezifischen Lebensteilchen, eben den Determinanten, hervorgehen können.«

Abgesehen von der nicht unbedingten Abhängigkeit der Kristallregeneration von Zunahme in der Mutterlauge, decken sich diese Aussprüche WEISMANNS mit dem Tatsächlichen, falls man unter Deter-

minanten organbestimmende Stoffe verstehen darf, also die in jedem Falle »anders behauenen Steine« etwa als Molekülkomplexe bildlich gemeint werden.

Nun ist aber freilich WEISMANN auch in den »Vorträgen« von der Annahme des Zusammenhanges zwischen Verlustwahrscheinlichkeit und Regenerationshöhe nicht zurückgetreten.

Als Hauptstütze dieser Theorie wird stets die Autotomie aufgeführt, obzwar durch Versuche von MORGAN (1898, 1900) und mir (1899) nachgewiesen worden war, daß die autotomierbaren Extremitäten der Krebse auch proximal oder distal der präformierten Bruchstelle abgeschnitten sehr gut zu regenerieren vermögen, daß auch nicht autotomierbare und rudimentäre Anhänge bei den Crustaceen wiederwachsen u. a. m.

Wie wenig ein direkter Zusammenhang zwischen Autotomie, Wichtigkeit eines Organs und Regenerationsfähigkeit besteht, ist am deutlichsten bei den Orthopteren zu sehen:

Bei den niedrigsten, an den Beinen nicht spezialisierten Formen (Blattidae, Forficulidae, Phasmidae und Bacillidae) regenerieren alle drei Beinpaare, die allerdings fast immer Autotomie aufweisen; bei den Mantiden aber, deren Vorderbeine zu Fangapparaten umgebildet sind, regenerieren diese nach BORDAGE, obzwar für das Tier von größtem Werte, schwerer als die übrigen Beine oder gar nicht[1]). BORDAGE hat versucht, dies mit dem Fehlen der Autotomie an den Vorderbeinen zu erklären. Nun regenerieren aber die *Orthoptera saltatoria* (Acridiidae, Locustidae, Gryllidae) das zu Springbeinen umgebildete letzte Beinpaar außerordentlich schwer, vielleicht sogar gar nicht, obzwar gerade dieses die best ausgebildete Autotomie und den größten Wert für das Tier besitzt (vgl. Literatur: PRZIBRAM, 1902; A. f. Entw.-M. 1906). Dazu kommt noch, daß die Imagines der Insekten, trotz oft gut ausgebildeter Autotomie, und obzwar diese ihrer Größe wegen von Feinden leicht gesehen werden und auch behufs Befriedigung des Geschlechtstriebes oder des Nahrungstriebes (Wanderungen) ihre Extremitäten benötigen, trotzdem niemals regenerieren.

ZELENY (1905) glaubt in der von ihm quantitativ nachgewiesenen Abhängigkeit der Regenerationsgeschwindigkeit von dem Grade des Verlustes bei Schlangensternen und Krustern eine essentielle Ver-

[1]) Seit Niederschrift dieses Abschnittes haben Versuche die Unrichtigkeit dieser Angaben über mangelhafte Regeneration beim Fangbeine ergeben (vgl. meine vorstehende Arbeit: Aufzucht, Farbwechsel u. Regeneration einer ägypt. Gottesanbeterin. Arch. f. Entw.-Mech. XXII. 1906).

schiedenheit von dem Verhalten der Kristalle erblicken zu können. Nach Würdigung der vielfach zitierten Versuche über die Correlation der verschiedenen Teile eines verstümmelten Kristalls dürfte derselbe um so leichter von dieser Ansicht zurückkommen, als er die Verschiedenheit selbst eigentlich nicht auf eine innere Ursache, sondern auf die Verschiedenheit der Nahrungszufuhr zurückzuführen geneigt ist, die beim Kristall »äußerlich und praktisch unerschöpflich« sei, so daß kein Teil eine Beschränkung hinsichtlich der Nahrung erfahre.

Nachschrift.

In mehreren seiner neuesten Schriften[1]) nimmt O. Lehmann gegenüber der Pfaundler-Curieschen Theorie und daher auch der Erklärung meiner Versuche über die Umformung von Kristallen in vor dem Verdunsten geschützten Lösungen eine ablehnende Stellung ein. Gelegentlich der 78. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Stuttgart war Herr Hofrat Lehmann so liebenswürdig, sich mit mir über diesen Punkt gesprächsweise auseinander zu setzen. Es stellte sich dabei heraus, daß O. Lehmann das Ergebnis meiner Versuche nicht bezweifelt, jedoch die unvermeidlichen, wenn auch noch so geringen Temperaturschwankungen für die Umformungsmöglichkeit verantwortlich macht. Da nach Pfaundler bereits den verschiedenen Molekülen in der Flüssigkeit eine verschiedene lebendige Energie (Wärmetönung) innewohnt, so gilt Lehmanns Auffassung nur für einen bloß theoretischen Grenzfall, der in der Praxis auch zur Erklärung der Vorgänge in der freien Natur nicht berücksichtigt zu werden braucht. [Noch viel weniger kann natürlich bei den Organismen an eine realisierte Temperaturkonstanz gedacht werden.] Bei vollkommener Temperaturkonstanz wäre der Kristall in jeder Gestalt mit der Flüssigkeit im Gleichgewicht, da nach Lehmann die Oberflächenspannung in allen Flächen die gleiche, nicht eine für verschiedene Flächen verschiedene Konstante ist. Auch in diesem Punkte ist jedoch keineswegs ein unüberbrückbarer Gegensatz zu Curies, Pfaundlers und meinen Anschauungen zu erblicken, da Lehmann unter Oberflächenspannung bloß die Energie versteht, welche zur Kontinuitätstrennung zweier Oberflächenteilchen in der Richtung der Ausbreitung der Oberfläche aufgewendet werden müßte, hingegen die Wirkung dieser Oberflächenspannung, welche die Annahme der Kugel als Minimalfläche anstrebt, als »Oberflächenspannungsdruck« scharf unterscheidet. Nur der letztere ist von der Krümmung der Oberfläche abhängig und für ihn gelten daher die in meiner Abhandlung als Wirkungen der Oberflächenspannung bezeichneten Erscheinungen. Ich gebe

---

[1]) O. Lehmann, Die Gleichgewichtsform fester und flüssiger Körper. Annal. d. Physik. IV. 17. 1905. S. 728–734. [S. 729.]

—— Die Struktur der scheinbar lebenden Kristalle. Das. 20. 1906. S. 63—76. [S. 66.]

—— Dampf- und Lösungstension an krummen Flächen. Physikal. Zeitschr. 7. 1906. Nr. 11. S. 392—395. [Sep.-Abdr.: S. 3.]

—— Fließende Kristalle und Organismen. Archiv f. Entw.-Mech. XXI. 3. 1906. S. 596—609. 2 Taf. S. 604.

zu, daß Lehmanns Bezeichnungsweise als die präzisere vorzuziehen ist; doch entspricht es dem allgemeinen Sprachgebrauche, gerade den »Krümmungsdruck« als Capillarkonstante oder Oberflächenspannung zu bezeichnen (vgl. z. B.: F. Auerbach, Kanon der Physik. S. 128). Daß auch Curie nicht allein an verschiedene Oberflächenspannung im Sinne Lehmanns gedacht hat, sondern an den auch nach Lehmann verschiedenen Oberflächenspannungsdruck, geht aus dem Satze hervor: »Jeder Fläche muß eine Capillaritätskonstante entsprechen, da im entgegengesetzten Falle der Kristall in der Mutterlauge eine sphärische Gestalt anzunehmen bestrebt sein würde«, denn die Kraft, welche die sphärische Form hervorzurufen sucht, ist der Oberflächenspannungsdruck Lehmanns, daher müssen auch die an jeder Fläche der Gestaltungskraft der Kristalle das Gleichgewicht haltenden Oberflächenkräfte von der Natur der Spannungsdrucke sein. Der Widerstand der Kristalle gegen die Verschiebung ihrer Schichten einer senkrecht zu deren Bewegung wirkenden Druckkraft gegenüber, die Viscosität, ist ja auch nach Lehmann die für die verschiedene Wirkung der Oberflächenspannung verantwortliche Größe. Daß übrigens durch die Verschiedenheiten der Auffassungen der Wert der Kristall-Analogie nicht berührt wird, dafür ist die warme Befürwortung derselben durch Lehmann der beste Beweis.

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in **Leipzig**

Die fossilen Insekten

und die Phylogenie der rezenten Formen.

Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen

von

Anton Handlirsch

Kustos am naturhistorischen Hofmuseum in Wien.

Das Werk erscheint in 8—10 Lieferungen zu je etwa 10 Bogen Text in Lex. 8 mit zusammen ungefähr 50 Doppeltafeln und kann durch jede Buchhandlung bezogen werden.

Inhaltsübersicht:

Einleitung: Morphologische Verhältnisse. — Morphologie der Flügel. — Convergenzerscheinungen. — Protentomon.

I. Abschnitt: Beschreibung der rezenten Insektengruppen.

II. » Paläozoische Insekten:
1. Präcarbonische Formationen. 2. Carbon-Formation. 3. Permische Formation.

III. » Mesozoische Insekten:
1. Triassische Formation. 2. Lias-Formation. 3. Dogger und Malm. 4. Kreide-Formation.

IV. » Tertiäre Insekten.

V. » Quartäre Insekten.

VI. » Zusammenfassung der paläontologischen Resultate.

VII. » Historische Übersicht der bisherigen Systeme und Stammbäume.

VIII. » Begründung des neuen Systems. — Phylogenie der gesamten Arthropoden.

Erschienen sind:

Lieferung 1 (Bogen 1—10 mit Tafel 1—9)
Lieferung 2 (Bogen 11—20 mit Tafel 10—18) und
Lieferung 3 (Bogen 21—30 mit Tafel 19—27).

Preis je *M* 8.—.

»Ein Werk von eminenter Bedeutung verspricht die im Erscheinen begriffene Handlirschsche Bearbeitung der bisher bekannt gewordenen fossilen Insekten zu werden. Verfasser hat es sich zur Aufgabe gestellt, nicht sowohl die Genera und Species, als vielmehr die Ordnungen der rezenten Insektenwelt aus den paläozoischen Formen abzuleiten und so ein neues System der Insekten zu begründen. Einen besonderen Wert verleiht dem Werke eine große Zahl von Doppeltafeln, die den Eindruck voller Zuverlässigkeit machen. Die erste Lieferung enthält 9 Tafeln, von denen die sieben ersten und die erste Hälfte von Tafel 8 Abbildungen von Flügeln rezenter Insekten bringen, für den Paläontologen eine sehr dankenswerte Zugabe, die es ihm ermöglicht, einen fossilen Flügel schnell mit rezenten Formen zu vergleichen und damit einen Anhaltspunkt für die Klassifizierung desselben zu haben, aber auch für den Zoologen eine erfreuliche Zusammenstellung, wie sie ihm bisher nirgends geboten ist. . . .«

Zeitschrift f. syst. Hymenopterologie und Dipterologie, hrsg. v. Fr. W. Konow, VI. Jhrg. Heft 5. (1. Sept. 1906.)

Inhalt des ersten und zweiten Heftes.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

J – A

13,341

ARCHIV

FÜR

ENTWICKLUNGSMECHANIK DER ORGANISMEN.

HERAUSGEGEBEN

VON

WILHELM ROUX,

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN HALLE A/D. S.

ZWEIUNDZWANZIGSTER BAND.

DRITTES HEFT.

MIT 4 TAFELN UND 36 TEXTFIGUREN.

AUSGEGEBEN AM 6. NOVEMBER 1906.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1906.

Das

Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen

steht offen jeder Art von exakten Forschungen über die **„Ursachen“** der Entstehung, Erhaltung und Rückbildung der **organischen Gestaltungen*)**.

Bis auf weiteres werden auch kritische Referate und zusammenfassende Übersichten über andern Orts erschienene Arbeiten gleichen Zieles, sowie Titelübersichten der bezüglichen Literatur aufgenommen.

Das Archiv erscheint zur Ermöglichung rascher Veröffentlichung in zwanglosen Heften sowohl in bezug auf den Umfang, wie auch auf die Zeit des Erscheinens; mit etwa 40 Druckbogen wird ein Band abgeschlossen.

Die Herren Mitarbeiter erhalten unentgeltlich 40 Sonderdrucke ihrer Arbeiten; eine größere Anzahl Sonderdrucke wird bei Vorausbestellung gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert, unter der Voraussetzung, daß die Exemplare nicht für den Handel bestimmt sind. Referate, Besprechungen und Autoreferate werden mit ℳ 40.— für den Druckbogen nach Abschluß des Bandes honoriert.

Die Zeichnungen der Textfiguren sind im Interesse der rascheren Herstellung womöglich in der zur Wiedergabe durch Zinkätzung geeigneten Weise auszuführen**). Die Textfiguren sind vom Texte gesondert beizulegen; an den Einfügungsstellen im Texte sind die Nummern der bezüglichen Figuren anzubringen. Sind die eigentlich für den Text bestimmten, in linearer bzw. punktierter Manier hergestellten Figuren sehr zahlreich, so werden sie besser auf Tafeln beigegeben. Tafeln sind in der Höhe dem Format des Archivs anzupassen; für jede Tafel ist eine Skizze über die Verteilung der einzelnen Figuren beizufügen.

Die Einsendung von Manuskripten wird an den Herausgeber erbeten.

Der Herausgeber:
Prof. Dr. Wilh. Roux,
Halle a/d. S. (Deutschland).

Der Verleger:
Wilhelm Engelmann,
Leipzig.

*) Den in nichtdeutscher: in englischer, italienischer oder französischer Sprache zu druckenden Originalabhandlungen ist eine kurze Zusammenfassung der Ergebnisse, sei es in der Sprache des Originals oder in deutscher Sprache beizufügen.

**) Dies geschieht in linearer bzw. punktierter Zeichnung mit tiefschwarzer Tinte oder Tusche, kann aber leicht auch durch nachträgliches Überzeichnen der Bleistiftzeichnung mit der Tuschfeder hergestellt werden. Wer jedoch im Zeichnen mit der Feder nicht geübt ist, kann die einfache Bleistiftzeichnung einsenden, wonach sie von technischer Seite überzeichnet wird. Die Bezeichnungen (Buchstaben oder Ziffern) sind bloß schwach mit Bleistift einzutragen, sofern sie der Autor nicht kalligraphisch herzustellen vermag. Anweisungen für die Herstellung wissenschaftlicher Zeichnungen zu Textfiguren mit Ausführungen über die einzelnen Herstellungsarten und Proben derselben stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern gern unentgeltlich zur Verfügung.

Zur Kenntnis der Regeneration der Extremitäten bei den Arthropoden.

Von

J. Ost.

(Aus dem Zoologischen Institut in Marburg.)

Mit Tafel X—XII und 8 Figuren im Text.

Eingegangen am 20. Mai 1906.

Es ist bekannt, daß die Arthropoden kein so weitgehendes Regenerationsvermögen besitzen, wie es z. B. Anneliden zukommt. Das spricht sich auch in der Literatur aus, indem zwar über die Regenerationserscheinungen bei den Arthropoden eine recht ansehnliche, aber doch längst keine so umfangreiche Literatur, wie über die einzelnen Abteilungen der Cölenteraten und Würmer vorhanden ist. Wenn auch die Regeneration bei diesen höher organisierten Tierformen nicht eine so große Rolle spielt, wie in den beiden genannten Gruppen des Tierreichs, so ist sie doch immerhin auch bei den Arthropoden ziemlich verbreitet und auch experimentell hat man sich öfter damit beschäftigt. Ich erinnere nur an die überraschenden Ergebnisse der wichtigen und erfolgreichen Versuche von C. Herbst über den Ersatz von Augen durch Antennen bei höheren Krebsen, sowie an die ebenfalls sehr unerwarteten Resultate, zu denen die Versuche führten, welche Crampton mit der Zerteilung und Wiedervereinigung von Schmetterlingspuppen vornahm. Doch darauf sollte nur hingewiesen werden, um daran zu erinnern, daß auch auf dem Gebiet der Arthropodenregeneration wichtige und interessante Ergebnisse zu erwarten sind. In der Natur der Sache liegt es, daß die neuesten Untersuchungen über die Regenerationserscheinungen bei den Arthropoden sich mit der Frage beschäftigen, inwieweit künstlich entfernte Extremitäten wieder ersetzt werden können, wie die einzelnen Teile

sich dabei verhalten und welche Rolle deren Anpassungsvermögen, bzw. dasjenige des ganzen Organismus bei der Regeneration spielt, speziell ob die Regenerationsvorgänge sich auf dem letzteren Wege erklären lassen (WEISMANN, PRZIBRAM, HÜBNER). Auch die von mir vorgenommenen Versuche bewegten sich in dieser Richtung.

Angeregt durch die schon erwähnte, Aufsehen erregende Arbeit von C. HERBST, der bei einer Mittelmeergarneele die Augen exstirpierte und dafür antennenähnliche Organe erhielt, beabsichtigte ich Versuche ähnlicher Art mit bestimmter Fragestellung vorzunehmen. Ich führte deshalb zuerst bei einer ganzen Reihe von Crustaceen derartige Regenerationsversuche aus, die, soweit sie gelangen, Resultate ergaben, welche nichts besonders Bemerkenswertes oder von dem bisher Bekanntgewordenen kaum Abweichendes darboten. Dagegen hat man bis jetzt wenig und gar nicht auf die feineren Vorgänge bei der Regeneration der Arthropoden und darauf geachtet, wie und woher sich die einzelnen Organe ergänzen. Durch meine Untersuchungen kam ich dazu, diesen Fragen etwas weiter nachzugehen und hielt mich dabei hauptsächlich an *Oniscus murarius*, in der ich ein recht günstiges Objekt gefunden hatte. Nach anfangs weiter ausgedehnten Versuchen beschränkte ich diese dann fast ganz auf die Regeneration der Antenne, an der ich recht eingehend den Wundverschluß, die Wundheilung und die Neubildung der einzelnen Organe verfolgen konnte.

Methode.

Bei meinen ersten Versuchen mit *Daphnia* und *Cyclops* brachte ich die zu operierenden Tiere in ein flaches Uhrschälchen mit Wasser und nahm die Operation mit einem feinen Starmesser vor. Bei den späteren Versuchen mit *Oniscus* operierte ich mit einer feinen Schere und legte den Schnitt im letzten Drittel des zweiten Antennengliedes an. Konserviert wurden nur die Antennen, nicht die ganzen Tiere. Um eine Streckung der Antenne in eine Ebene zu bewirken (was bei Längsschnitten sehr wichtig), brachte ich dieselben in eine mit Alkohol gefüllte Cuvette und beschwerte sie mit Deckgläschen. Konserviert wurden sie in heißem Sublimat-Alkohol mit einem geringen Zusatz von Essigsäure.

Gefärbt habe ich zuerst mit Hämatoxylin, wandte jedoch später eine Doppelfärbung an und zwar Hämatoxylin und Eosin. Die Muskulatur färbt sich durch das Eosin rot, während die Kerne durch

die Hämatoxylinfärbung deutlich blau hervortraten, was für das Erkennen der betreffenden Verhältnisse sehr förderlich ist. Um den Nervenverlauf, sowie Tasthaar und Innervierung der Borsten besser verfolgen zu können, wandte ich später die Behandlung mit Pikrin-Osmium-Essigsäure an.

Fremde und eigne Beobachtung.

Auf dem Gebiete der Arthropodenregeneration treten vor allen Dingen die neueren Untersuchungen von MORGAN, C. HERBST, PRZIBRAM, HÜBNER hervor. Ein ganz besondres Verdienst ist in dieser Beziehung WEISMANN zuzuschreiben, der durch die Aufstellung seiner Anpassungstheorie diesem Gebiete eine neue Richtung gab. Er versuchte festzustellen, inwiefern bei der Regeneration das Anpassungsvermögen mitspricht und kommt zu dem Resultate, daß die Anlage zur Regeneration am besten ausgebildet ist bei den Tieren, die am meisten der Gefahr ausgesetzt sind, gewisse unentbehrliche Teile ihres Körpers zu verlieren.

HÜBNER macht Regenerationsversuche an Crustaceen, an *Daphnia* und *Simocephalus*, zur Prüfung der WEISMANNschen Theorie, nach welcher die Regeneration eine Anpassungserscheinung und demgemäß ungleich groß ist, je nach der Verletzbarkeit und Bedeutung der einzelnen Teile und Organe. Bei seinen Versuchen an *Daphnia pulex* findet er, daß sie abgeschnittene Borsten schon nach zwei Häutungen wieder regenerieren. Auch abgeschnittene Äste der Ruderantenne wurden wieder regeneriert. Im Gegensatze zu der großen Regenerationsfähigkeit, die man bei den Cladoceren beobachten konnte, blieben die Versuche an Copepoden ohne Erfolg.

Dieselbe Erfahrung hat auch PRZIBRAM an Copepoden gemacht. Die Cyclopidenarten vertrugen die Operation sehr gut, regenerierten aber die abgeschnittenen Segmente der Antennen nicht.

Autotomie beobachtete HÜBNER an einer *Daphnia*, die den Stumpf einer operierten Ruderantenne abwarf, und an einer *Agrion*-Larve, welche den Rest einer operierten Tracheenkieme freiwillig abstieß.

HÜBNER hatte auch Gelegenheit, starke Differenzierungen in der Einrichtung der Regeneration bei sehr nahestehenden Familien zu beobachten, wozu ihm seine Versuche an den Ephemeridenlarven Veranlassung gaben. Er benutzte hierzu die Larven von *Cloëon dipterum*, deren Regenerationskraft außerordentlich groß ist. Während nämlich abgeschnittene Schwanzfäden und Antennen nach einigen

Häutungen schon vollständig regeneriert waren, gebrauchten die Tiere bedeutend mehr Zeit, um ein verstümmeltes Bein vollständig zu ersetzen. Es scheint sich auch hier die Beobachtung zu bestätigen, daß die Schnelligkeit und Ausführung der Regeneration mit dem mehr oder weniger komplizierten Bau des zu ergänzenden Gliedes in direktem Verhältnisse steht. Überraschend ist die Beobachtung, daß in einem Falle bei einer Larve sogar die Regeneration eines Abdominalsegmentes zustande kam. Bedenkt man, daß nicht nur die Schwanzfäden, die Endigungen der Haupttracheenäste, und ein Stück des Enddarms mit dem After entfernt, sondern auch die Leibeshöhle eröffnet wurde, so erscheint es auffallend, daß das Tier das ganze Abdominalsegment mit seinen Anhängen (Ausnahme Schwanzfäden) regenerierte. Solche erstaunlichen Anlagen für die Regeneration eines Teiles werden nach Hübner aber nur bei denjenigen Tieren vorhanden sein, denen häufiger Verlust droht, und für die der betreffende Teil sehr wichtig ist.

Während Hübner also sich Weismanns Theorie anschließt, führen die jetzt zu erwähnenden Untersuchungen von T. H. Morgan und Eugen Schultz ihre Verfasser zu einer andern Auffassung. Morgan macht Versuche am Einsiedlerkrebs und Flußkrebs, um die Weismannsche Hypothese eines inneren Zusammenhangs zwischen Häufigkeit der Verletzung und Regenerationsfähigkeit zu prüfen und findet, daß die Regeneration erfolgt, gleichgültig, ob das Bein distal oder proximal vom Bruchgelenk (wie es Morgan nennt) abgeschnitten war. Die Regenerationsfähigkeit kann also nicht beschränkt sein auf die Regionen des Beines, an welchen es unter gewöhnlichen Umständen durch Autotomie abgeworfen wird.

Wie Morgan, so trat auch E. Schultz Weismanns Theorie entgegen. E. Schultz gelang es bei Spinnfüßen von Epeiriden nachzuweisen, daß eine Regeneration auch dann eintritt, wenn der Tarsus in der Mitte der Tibia oder des Tarsus zwischen zwei Gelenken durchschnitten wird an Stellen, die von der natürlichen Zuchtwahl unmöglich zur Bildung neuer Extremitäten prädestiniert werden könnten, da das Tier niemals in die Lage kommt, das Bein zwischen zwei Gelenken zu verlieren. Schultz hält daran fest, daß die Regeneration eine primäre Eigenschaft der Individuen ist, die in einem oder dem andern Organe infolge von Spezialisierung der Gewebe sehr beschränkt werden kann, allerlei sekundäre Anpassung zu erleiden imstande ist, aber potentiell immer vorhanden ist.

Tornier beobachtet bei seinen Regenerationsversuchen an dem

Mehlkäfer und seiner **Larve**, daß der ausgebildete Käfer die abgeschnittenen Gliedmaßen nicht regeneriert, bei der Larve dagegen ist die Gliedmaßen- und Antennenregeneration sehr wohl möglich, tritt aber nicht immer und zuweilen nur mangelhaft auf.

1) Wird die Larve kurz vor der Verpuppung operiert, so tritt keine Regeneration ein. Der Defekt geht also auf Puppe und Vollkerf über.
2) Wird die Larve lange Zeit vor der Verpuppung operiert, so tritt Regeneration der Gliedmaßen noch in der Larvenzeit ein.
3) Wird die Larve längere Zeit vor der Verpuppung operiert, aber so, daß die Extremität bei der Verpuppung noch Wundschorf trägt, so gelangt dieselbe nicht mehr zu voller Entwicklung.

Loeb macht dann noch Versuche an **Pantopoden**, denen er Körpersegmente mit einem Beinpaar abschnitt und findet, daß die Körpersegmente wieder neu gebildet werden; bei einem Versuche findet er, daß das neugebildete Stück aus vier statt aus drei Segmenten zusammengesetzt ist. Das Vorhandensein eines überzähligen Segmentes, glaubt er, könne vermuten lassen, daß das neugebildete Stück im Laufe der Zeit sich zu einer Extremität entwickelt haben würde, daß es sich also um die Bildung eines Beines an Stelle eines abgeschnittenen Segmentes handle, ein Fall, den Loeb als Heteromorphose bezeichnet. Die neugebildeten Stücke waren nicht allmählich gewachsen, sondern sie waren eines Morgens in relativ bedeutender Größe und Differenzierung erschienen. Loeb glaubt, daß die Regeneration der neuen Stücke unter der Haut stattfand, um bei der nächsten Häutung zutage zu treten.

Als Heteromorphose oder atavistische Regeneration kann auch die merkwürdige Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen bei **Krebsen** aufgefaßt werden, die C. Herbst experimentell hervorgerufen hat. Er exstirpierte bei manchen Tieren die Augen vollständig mit dem Augenstiel und dem darin liegenden Ganglion opticum, bei andern nur einen Teil des Auges unter Schonung des Stieles und Ganglions und kam zu dem Resultate, daß das Vorhandensein der Augenganglien bei Bildung der neuen Augen das Maßgebende sei, und daß alle Krebse, deren Augenganglien im Stiele liegen, an Stelle der mit dem Stiele exstirpierten Augen Antennen erzeugen müssen, während alle andern, deren Augenganglien bei Exstirpation verschont blieben, wieder Augen regenerieren.

Wie schon erwähnt, veranlaßten mich die schönen Erfolge von C. Herbst an *Palaemon* zu Versuchen ähnlicher Art. Ich exstirpierte am 1. November zehn Flußkrebsen das rechte Auge und zwar mit dem Augenstiel. Von den zehn operierten Krebsen blieben nur drei am Leben. Trotzdem ich nun die drei Tiere bis zum Monat Mai 1904 am Leben hielt, zeigte nur ein Exemplar Anfänge zur Regeneration. Es war nämlich bei diesem Tier an der Operationsstelle ein kleiner Regenerationsstumpf erschienen, der einen halben Zentimeter lang und vollständig bleich gefärbt war, der aber nichts Bemerkenswertes zeigte.

Weitere Regenerationsversuche, die ich mit *Astacus* vornahm, indem ich ihnen noch die vordere rechte Extremität und die rechte Schere abschnitt, verliefen leider resultatlos. Ich halte überhaupt *Astacus* ungeeignet für Regenerationsversuche insofern, als die Regenerate zu lange Zeit für ihre Entwicklung brauchen und auch insofern, als die regenerierten Teile wegen ihres harten Chitinpanzers auf ihren inneren Bau recht schwer zu untersuchen sind.

Weitere Versuche stellte ich an *Cyclops viridis* und *Daphnia pulex* an. 20 Exemplaren von *Cyclops* schnitt ich am 1. Mai eine Borste der zweiten Antenne ab und an demselben Tage zehn Tieren das erste Glied der zweiten Antenne auf beiden Seiten. Ich hielt die Tierchen drei Monate, also bis zum 2. August am Leben, konnte aber in Übereinstimmung mit Przibram, der auch an Cyclopidenarten Regerationsversuche gemacht hatte, konstatieren, daß bei beiden Gruppen, außer der Bildung des Wundverschlusses, keine weiteren Regenerationserscheinungen eintraten. Der Wundpfropf, der nach einem Tage gebildet war, zeigte anfangs eine zarte Beschaffenheit. Nach acht Tagen aber war er mit einer kräftigen Chitindecke überzogen.

Glücklicher verliefen die Versuche an den Schwanzfäden derselben Tiere. Am 1. Mai wurde 20 Exemplaren die Furca im letzten Gliede abgeschnitten. Am 2. Mai hatte die Blutung aufgehört und der Wundpfropf war gebildet. Merkwürdig war hierbei, daß von den an der Furca operierten Tieren, trotzdem ich sie unter denselben Lebensbedingungen wie die an der Antenne operierten Tiere hielt, neun Exemplare starben.

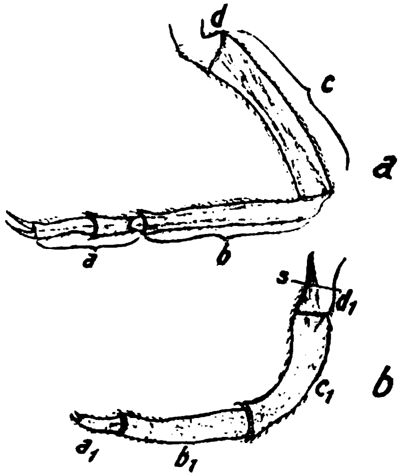
Am 15. Mai zeigten die elf überlebenden Tiere bleiche Stümpfe. Es traten dann keine weiteren Erscheinungen auf bis zum 22. Mai, an dem neun Exemplare die Furca wieder regeneriert hatten. Ich hatte noch am 20. kontrolliert, aber noch kein Tier hatte damals regeneriert. Die Regeneration war also innerhalb zweier oder eines Tages erfolgt. Die

zwei übrigen Tiere regenerierten drei Tage später. Mit der Regeneration war eine Häutung Hand in Hand gegangen.

Von *Daphnia pulex* wurden am 30. Juni ebenfalls 20 Tiere operiert, und zwar schnitt ich auf beiden Seiten zwei Borsten der Ruderantenne ab. Schon am 8. Juni zeigte es sich, daß die Borsten nach einmaliger Häutung ersetzt waren. Schnitt ich dagegen den Tierchen ein oder mehrere Antennenäste ab, so erschienen die Tiere durch den Blutverlust ziemlich geschwächt. Erst nach der Bildung des Gerinnungspfropfes nahmen sie ihre früheren Bewegungen wieder auf. Von den zehn Tieren, die ich am 20. Juni auf diese Art operiert hatte, blieben acht am Leben, aber auch bei diesen konnte ich, trotzdem ich sie noch bis zum 20. August beobachtete, keine Regeneration bemerken.

Andre Regenerationsversuche, die ich dann mit Libellenlarven (*Anax formosa*) anstellte, verliefen günstig. Ich schnitt fünf Larven die vordere rechte Extremität im Basalgliede ab und zwar am 20. Juni. Von den fünf operierten Tieren starben leider vier nach 2 Tagen. Die starke Blutung, die nach der Operation eintrat, hielt nicht lange an, und schon nach 2 Stunden war ein Gerinnungspfropf gebildet. Mitte Juli zeigte sich die erste Anlage einer Regeneration, indem ein bleicher Höcker an der Operationsstelle sichtbar wurde. Dieser Regenerationsstumpf wuchs sehr langsam, so daß erst am 20. Oktober, also 4 Monate nach der Operation, die Extremität wieder vollständig neu gebildet war. Die neugebildete Extremität, Textfig. I*b*, war nicht ganz so groß als die normale, Textfigur I*a*, wohl aber waren sämtliche Glieder entwickelt. Das auf das Basalglied folgende Segment war, wie Textfigur I*b* zeigt, nicht so lang als das normale, etwas dicker und ziemlich stark gekrümmt. Eine auffällige und interessante Abweichung von dem Normalen zeigte allein der Tarsus a_1,

Fig. I.



Normale (*a*) und regenerierte (*b*) Extremität von *Anax formosa*.

a Tarsus, *b* Tibia, *c* Femur, *d* Ansatzglied } *a* normale, — a_1, b_1, c_1, d_1 Teile der regenerierten Extremität, *s* Schnittstelle } *b* regenerierte.

der nur aus einem anstatt aus drei Gliedern bestand, auch war er nur mit rudimentären Krallen besetzt.

C. M. Child und A. N. Young fanden bei ihren Regenerationsversuchen, die sie an Agrioniden-Nymphen anstellten, daß die Beine und Tracheenanhänge nach Durchschneidung in beliebigem Niveau zur Regeneration fähig sind. Ebenso wie ich bei meinen späteren Untersuchungen an *Oniscus murarius* konnten auch sie Autotomie des Beines beobachten, wenn die distalen Teile desselben verletzt waren. Die regenerierte Extremität erschien bei ihren Versuchen nicht zuerst als ein kleines vollständiges Bein, sondern es fand eine fortschreitende Differenzierung seiner Teile statt. Im übrigen konnten sie bei der Regeneration noch beobachten, daß öfter das Gelenk zwischen den Klauen und dem distalen Tarsalgelenk fehlte, und daß dann die Klauen ungleiche Größe erreichten.

Die Regeneration des Beines an der von mir beobachteten Larve war nun nicht nach erfolgter Autotomie des Stumpfes vor sich gegangen, sondern hatte sich direkt von dem persistierenden Stumpf aus vollzogen. Ich erwähne diese Tatsache, weil viele Arthropoden, wenn ihnen über die Hälfte einer Extremität abgeschnitten ist, den Stumpf auch noch abstoßen und dann erst mit der Regeneration des neuen Gliedes vom Gelenk aus beginnen, eine Tatsache, die ich bei meinen späteren Versuchen mit *Oniscus* sehr häufig beobachten konnte.

Zuerst stellte ich einige Versuche an der Furca von *Oniscus murarius* an. Drei Tieren wurden am 21. Juni die Furca im letzten Gliede abgeschnitten. Nach der Operation trat eine nur sehr geringe Blutung auf, die bald nachließ. Nach drei Tagen konnte man schon den zarten Gerinnungspfropf bemerken, der sich immer mehr verstärkte und am fünften Tage mit einer Chitindecke überzogen war; nach sechs Tagen zeigte die Furca von sämtlichen Tieren einen bleichen Stumpf. Es traten von jetzt an bis zum 28. Tage nach der Operation keine sichtbaren Regenerationserscheinungen auf. Am 28. Tage zeigte ein Tier eine vollständig neuersetzte Furca, und am 30. Tage hatten auch die beiden andern Exemplare die Furca regeneriert. Die Furca zeigte dieselbe Größe und Gliederzahl wie die normale, nur hatte sie eine bleichere Farbe. Schnitte wurden von diesen Objekten nicht angefertigt.

Ich wandte mich nun zu *Asellus aquaticus*. Fünf Exemplaren schnitt ich am 1. Juli die rechte vordere Extremität ab. Die Tiere vertrugen aber die Operation nicht, sondern starben bald nach Anlage des Schnittes, wohl infolge des starken Blutverlustes.

Die Versuche, die ich dann noch mit *Gammarus* und *Dytiscus* anstellte, verliefen ebenso resultatlos. Am 15. Juli wurden 20 Exemplaren von *Gammarus* die rechte vordere Extremität abgeschnitten. Nach zwei Tagen waren sämtliche Tiere eingegangen. Von *Dytiscus* hatte ich an fünf Tieren dieselbe Operation vorgenommen. Es starben innerhalb dreier Wochen drei Tiere davon. Die beiden andern konnte ich noch zwei Monate beobachten, aber auch sie zeigten außer der Bildung des Wundpfropfes keine Regenerationserscheinungen.

So ungeeignet sich *Asellus aquaticus* für meine Versuche erwiesen hatte, um so brauchbarer war *Oniscus*, den ich jetzt als Versuchsobjekt wählte. *Oniscus* besitzt ein recht weitgehendes Regenerationsvermögen und hat noch den Vorzug vor andern Arthopoden, daß er sehr gut zu halten und zu jeder Jahreszeit leicht zu beschaffen ist. Die Regenerationsversuche stellte ich besonders an den Antennen, d. h. an den zweiten Antennen an, da die ersten (sog. inneren) Antennen verkümmert sind. Bei meinen ersten Versuchen, bei denen ich die Antenne im Basalgliede abschnitt, konnte ich konstatieren, daß dieselbe nach drei Wochen wieder vollständig regeneriert war. Die Antenne war anscheinend ganz normal gebaut und nur noch bleicher als die normale. Bei den späteren Versuchen, bei denen ich die Antennen im zweiten Gliede durchschnitt, konnte ich beobachten, daß dann, wenn über die Hälfte des Gliedes entfernt war, Autotomie eintrat, d. h. der Stumpf des Gliedes wurde auch noch abgestoßen und die Regeneration begann im Gelenk zwischen dem ersten und zweiten Gliede.

Die Regeneration der Antenne bei Oniscus murarius.

Um die Regeneration der einzelnen Organe besser verfolgen zu können, legte ich den Schnitt im zweiten Glied der Antenne an. Dieses Glied ist insofern das geeignetste, weil in ihm die Muskeln, Nerven und Drüsen am besten ausgebildet sind. Um die schon erwähnte Autotomie zu vermeiden, denn mir kam es darauf an, die Regeneration von ihrem alten Stumpfe aus zu beobachten, schnitt ich das zweite Glied im letzten Drittel ab und führte so den Schnitt mitten durch die Muskeln, Nerven und Drüsen. Um aber die Regeneration der einzelnen Gewebe genau verfolgen zu können, ist die Kenntnis der Anatomie und Histologie der Antenne erforderlich, deren Schilderung ich deshalb vorausgehen lasse.

Bevor ich aber dazu übergehe, möchte ich erst noch einmal auf den interessanten Vorgang der Autotomie zurückkommen. Schon

von den verschiedensten Forschern ist die Selbstamputation behandelt worden. Während Weismann und Hübner die Autotomie und die darauf folgende Regeneration des Gliedes von einer bestimmten Stelle aus, z. B. dem Gelenke, als Anpassungen bezeichnen, treten Morgan und E. Schultz dieser Ansicht entgegen, indem beide angeben, bei ihren Versuchen, die sie zu diesem Zwecke an Crustaceen und Spinnen angestellt, beobachtet zu haben, daß die Regeneration des Gliedes von der Schnittfläche aus erfolgte, gleichgültig ob es distal oder proximal vom Bruchgelenk abgeschnitten sei. Die Regenerationsfähigkeit kann also ihrer Ansicht nach nicht beschränkt sein auf die Regionen des Gliedes, an welchen es unter gewöhnlichen Umständen durch Autotomie abgeworfen wird.

Auch Bordage hat in letzter Zeit über die Selbstamputation bei Phasmiden geschrieben und fand, daß künstliche Defekte nur von gewissen Stellen aus ersetzt werden. Regeneration vom Schnittrande aus erfolgt nur, wenn die Tarsen oder das untere Drittel der Tibia abgeschnitten waren. Schneidet man das Bein höher oben durch, so wird das noch übrige Stück des Beines abgeworfen, und die Regeneration geht von der Verwachsungsstelle des Trochanter mit dem Femur aus.

Ganz ähnliche Verhältnisse konnte ich, wie schon erwähnt, bei den Antennen von *Oniscus murarius* beobachten. Nur wenn ein Drittel des zweiten Gliedes abgeschnitten war, erfolgte keine Autotomie, sondern die Regeneration nahm von der Schnittfläche ihren Anfang. Wurde dagegen mehr als die Hälfte des Gliedes entfernt, so trat kurze Zeit darauf Selbstamputation ein, und die Regeneration erfolgte von dem Gelenk zwischen dem ersten und zweiten Gliede aus. Niemals konnte ich wie Morgan und Schultz in diesem Falle eine Regeneration vom alten Stumpfe aus beobachten, sondern der Angriffspunkt der Regeneration war immer das Gelenk. Diese Stelle ist also hier lokalisiert. Beides, die Fähigkeit zur Autotomie sowohl, als auch die auf eine bestimmte Stelle beschränkte Regenerationskraft, sind meiner Ansicht nach sicher keine primären Eigenschaften, sondern sekundäre Einrichtungen, Anpassungen an ganz bestimmte Bedingungen. Oft konnte ich mich überzeugen, daß die von mir beobachteten Tiere die ganzen Antennen oder Teile derselben verloren. Am häufigsten geschah dies bei der Häutung, indem sich die Tiere beim Ausschlüpfen aus der alten Haut Beine oder Antennen abrissen. Bei diesen Tieren, die also oftmals der Gefahr ausgesetzt sind, ihre Extremitäten zu verlieren, ist die Autotomie mit nachfolgender Re-

generation eine oft benutzte und sehr vorteilhafte Einrichtung, die sich gewiß erst nach und nach herausgebildet hat, und ich kann mich nur WEISMANNS Ansicht anschließen und muß sie ebenfalls für »Einrichtungen d. h. Anpassungen des Organismus an bestimmte Forderungen der Lebensbedingungen halten«.

Beachtenswert ist noch, daß auch GODELMANN im Anschluß an WEISMANN geneigt ist, den Besitz der Bruchstelle am Bein der Phasmiden und die Lokalisation des Regenerationsvermögens an dieser Stelle für eine im Kampf ums Dasein erworbene zweckmäßige Eigenschaft zu halten. Nach der Autotomie erfolgte die Regeneration viel vollkommener als nach künstlich gesetzten Defekten, wie auch schon BORDAGE bei seinen früheren Regenerationsstudien an Phasmiden beobachtet hatte. Die Autotomie selbst ist nach Ansicht desselben Forschers ein einfacher Reflexakt, denn sie konnte bei einem decapitierten Tiere ebensogut hervorgerufen werden wie bei einem lebenden.

Erwähnen möchte ich an dieser Stelle noch die interessanten Versuche, die PRZIBRAM an *Carcinus maenas* vorgenommen hat. Er fand, daß, wenn er z. B. ein Schreitbein anbohrte, nicht nur das verletzte Glied, sondern auch andre Extremitäten, die von der Operation gar nicht direkt getroffen waren, abgeworfen wurden. Bei sämtlichen Extremitäten war die Abschnürung vom Bruchgelenke aus erfolgt. PRZIBRAM ist der Ansicht, daß die Mitwirkung des Nerven ebenso wie sie für die Autotomie bei Reizung der peripher von der Bruchstelle gelegenen Extremitätenteile nachgewiesen ist, auch hier in Betracht kommt, indem es sich nach seiner Ansicht nur um eine centrale Reizung handeln kann. Bei der Verschmelzung der Extremitätenganglien bei den Brachyuren wird es nicht Wunder nehmen, wenn nicht immer nur das zu der operierten Gliedmaße gehörige getroffen wird, sondern auch andre in Mitleidenschaft gezogen werden.

Anatomie und Histologie der Antenne.

Die Antenne von *Oniscus* besteht aus fünf Gliedern, die alle gegeneinander beweglich sind. Das erste Glied, von der Spitze der Antenne aus gerechnet, besteht aus zwei Abschnitten und trägt an der Spitze das Tasthaar. Das zweite Glied ist das wichtigste für meine Untersuchungen, denn in ihm sind die Muskeln, Nerven und Drüsen am besten entwickelt. Es ist das längste von sämtlichen Gliedern und zeigt im Gegensatze zu den andern keine Abschnitte. Das dritte besteht wieder aus zwei Abschnitten und ist dem zweiten ganz ähnlich, nur etwas kürzer. Das vierte Glied, ebenso segmentiert

wie das vorhergehende, ist ein kurzes dickes Basalglied, das sich an das letzte, das fünfte Glied ansetzt. Dieses Glied ist rudimentär entwickelt, und dient der Antenne als Ansatz. Nur das erste und zweite Glied sind für unsre Beobachtungen von Interesse, ich habe deshalb auch allein von diesen beiden Gliedern auf Textfig. II eine Abbildung gegeben.

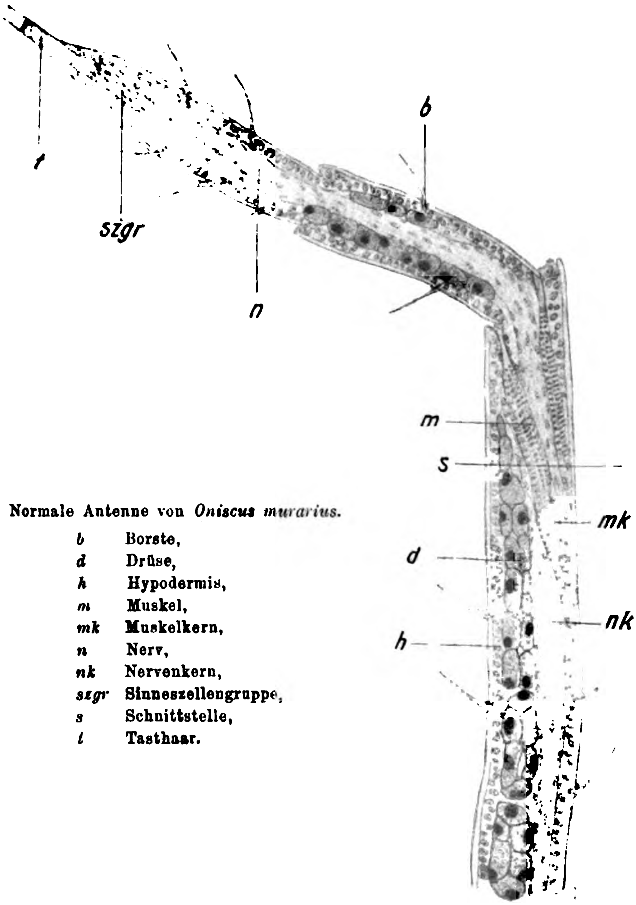
Die ganze Antenne ist mit einer starken Chitindecke überzogen, die zur freieren Bewegung der Glieder gegeneinander an den Gelenken verdünnt und gefaltet ist. Das Blut circuliert frei in der Antenne. Die Blutkörperchen haben eine rundliche Gestalt und zeigen mit Hämatoxylin und Eosin gefärbt einen blauen Kern, umgeben von einem runden rötlich gefärbten Hof. Wie bei allen Insektenantennen sind auch bei ihr Muskel- und Nervensystem gut entwickelt. Mit Ausnahme des ersten verlaufen in jedem andern Gliede zwei kräftige Muskelzüge, denen die Aufgabe zufällt, die Glieder gegeneinander zu bewegen. Das proximale Ende des Muskels setzt mit einer breiten Endigung ohne Sehne in der Mitte des Gliedes an der Chitinwand an, während das distale Ende mit einer starken Sehne immer an der Wand des vorhergehenden Gliedes inseriert und so durch Kontraktion das vordere gegen das hintere Glied bewegt (Textfig. II). Die Muskeln sind sehr deutlich quergestreift und lassen zu beiden Seiten, wie Textfig. II zeigt, das Myolemm erkennen, in dem die Muskelkerne stark hervortreten. Die Kerne selbst zeichnen sich durch besondere Größe aus. Die Enden der Muskelfasern erscheinen auf der einen Seite direkt in die Sehne eingelassen und werden allmählich in ihr undeutlich. An der Ansatzstelle des Muskels mit der Sehne liegen langgestreckte spindelförmige Kerne.

Ein dicker Nervenstrang (Textfig. II*n*) durchzieht die ganze Antenne und tritt bei Behandlung mit Pikrin-Osmiumsäure stark hervor. Er endet an der Spitze des ersten Gliedes am Grunde des Tasthaares und zeigt auf seinem ganzen Verlaufe eine große Anzahl von Kernen (Textfig. II *nk*). An der Seite lassen sich in gewissen Abständen langgestreckte Kerne erkennen, die eine große Ähnlichkeit mit den Neurilemm-Kernen andrer Tiergruppen zeigen, während im inneren der dicke Strang verläuft, an dem man die einzelnen Fasern genau beobachten kann. Während seines Verlaufes gibt der Nerv feine Fasern an die Sinnesborsten *b* ab, mit denen die Antenne besonders an den Gelenken stark besetzt ist.

An der Spitze der Antenne sitzt, wie schon erwähnt, das Tasthaar. Unter ihm bemerkt man einen Komplex von Zellen

(Textfig. II *szgr*), die mit den das Lumen des Haares ausfüllenden Fasern in direktem Zusammenhange stehen. Diese feinen Fasern innerhalb des Haares zeigen an der Spitze eine Knöpfung. Das Haar scheint oben offen zu sein, so daß die Fasern aus ihm hervorragen. Ich glaube jedoch annehmen zu dürfen, daß diese Öffnung ein Kunst-

Fig. II.



Normale Antenne von *Oniscus murarius*.

b	Borste,
d	Drüse,
h	Hypodermis,
m	Muskel,
mk	Muskelkern,
n	Nerv,
nk	Nervenkern,
szgr	Sinneszellengruppe,
s	Schnittstelle,
t	Tasthaar.

produkt ist, und daß das feine Häutchen, welches normalerweise das Haar an der Spitze schließt, durch die Konservierung zerstört wurde.

Die äußerlich sichtbaren Teile dieser Sinnesorgane hat schon Leydig bei andern Crustaceen beobachtet und sie als Cylinder bezeichnet. Später haben sich hauptsächlich noch Claus und O. vom Rath damit beschäftigt und sind zu ganz verschiedenen Resultaten

gekommen. Denn während nach der Anschauungsweise von CLAUS der Nerv, den unter dem Tasthaar liegenden Zellenkomplex (Textfig. II *sxgr*), den er als Ganglion bezeichnet, seiner Länge nach durchsetzen soll, um dann in das Sinneshaar einzutreten und letzteres in Gemeinschaft mit den Fortsätzen einiger Matrixzellen auszufüllen, behauptet VOM RATH, daß der Zellenkomplex als eine Gruppe von Sinneszellen — percipierender Epithelzellen — aufzufassen sei. Der Nerv durchsetzt nach seiner Meinung diese Gruppe von Sinneszellen keineswegs, er kann daher auch nicht in das Haar gelangen, vielmehr fasert sich der Nerv unterhalb der Gruppe der Sinneszellen auf und gibt an jede Zelle eine Faser ab. Das Tasthaar wird demnach ausgefüllt von den protoplasmatischen Fortsätzen der Sinneszellen.

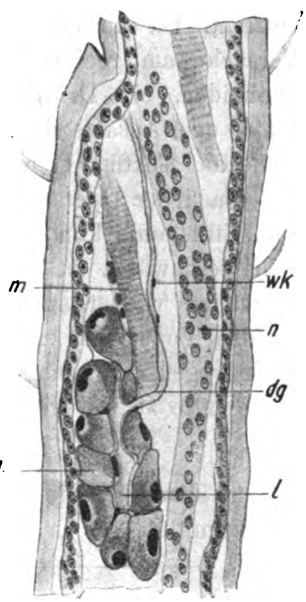
Aus Gründen, die ich bei der Regeneration des Tasthaares noch näher erwähnen werde, muß ich mich auch für letztere Ansicht entscheiden, denn ich glaube aus meinen Beobachtungen während der Regeneration schließen zu können, daß es sich bei dem Zellenkomplex, der unter dem Tasthaar liegt, nicht um ein Ganglion handelt, sondern um eine Sinneszellengruppe, und daß ferner das Lumen des Tasthaares nicht von Nervenfibrillen ausgefüllt ist, sondern von protoplasmatischen Fortsätzen der Sinneszellen. Diese Fortsätze aller Zellen vereinigen sich und bilden das feinfaserige Bündel, welches in das Haar eintritt und als Terminalstrang bezeichnet wird. Neuerdings hat R. DOHRN bei seinen im hiesigen Institut ausgeführten Untersuchungen an Tiefseedecapoden solche unter Sinneshaaren gelegene Sinnesknospen beschrieben, die in den distalen Teilen entschieden eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Tasthaar von *Oniscus* haben und auch an den peripheren Teilen der Fortsätze die eigenartige, auch in meiner Figur erkenntliche stiftartige Schwärzung der Fortsätze zeigen. Und in ähnlicher Weise faßt KOTTE die unterhalb der Fiederborsten und Haare von *Plesionika* gelegene Zellengruppe als reizpercipierende Hypodermiszellen auf, zu denen die Nervenfasern herantreten.

Was die übrigen Borsten der Antenne anbelangt, so sind sie viel kleiner und einfacher gebaut als das Tasthaar und lassen in der Chitinwand einen feinen Canal erkennen, durch welchen die unter jeder Borste liegende Sinneszelle ihren Fortsatz sendet.

Eine sehr interessante Erscheinung ist das Vorhandensein von Drüsen in der Antenne, über die meines Wissens nur soviel bekannt ist, daß in den Antennen einiger Arthropoden drüsenähnliche Zellen vorkommen, die aber von den meisten Forschern als Fettzellen bezeichnet wurden. Auf meinen Längsschnitten fand ich zunächst einen

Komplex großer Zellen, die eine wabige Struktur und einen stark färbbaren Kern besaßen. Obwohl ich sie ihrer Beschaffenheit wegen gleich für Drüsenzellen hielt, dachte ich doch an die Möglichkeit von Fettzellen. Erst nach längerer Beobachtung konnte ich sie an ihrer ganzen Struktur, Lagerung, Größe und besonders an ihrem secretorischen Inhalt bestimmt als Drüsenzellen erkennen. Das bestätigte sich auch durch das Auffinden von Ausführungsgängen. Die Drüsenzellen liegen, wie Textfig. III *d* zeigt, im zweiten Gliede und füllen dieses größtenteils aus. Sie sind unregelmäßig um ein feines Rohr (Textfigur III *l*) gelagert, in das sie ihr Secret entleeren. Die Kerne sind meist wandständig gelagert, wobei jedoch der jeweilige Secretinhalt der Zelle mitspricht. Den außerordentlich feinen Ausführungsgang (Textfig. III *dg*) konnte ich deutlich aus dem Lumen heraustreten sehen und seinen Verlauf nach vorn genau verfolgen. Er mündet im Gelenk des ersten und zweiten Gliedes in der Nähe des Sehnenansatzes. Daß die Figur nichts davon zeigt, kommt daher, daß die außerordentlich feinen Gänge nur bis zu den Ectodermzellen zu verfolgen sind, und die Mündungsstelle in der dichtgedrängten Zellenreihe der Hypodermis nicht genau festzustellen ist. Das Auffinden der Gänge ist durch die feine Beschaffenheit sehr erschwert, und nur wenn man einen mit Secret gefüllten Gang auf dem Schnitte trifft, läßt sich derselbe genauer verfolgen.

Fig. III.



Antenne mit normaler Drüse und Drüsengang.
d Drüse, *m* Muskel,
dg Drüsengang, *n* Nerv,
l Lumen der Drüse, *wk* Wandkern vom Drüsengang.

Hin und wieder lassen sich auch Wandkerne der Gänge beobachten (Textfig. III *wk*). Über die Funktion der Drüsen ist mir nichts bekannt. Zum Schlusse möchte ich noch das Pigment erwähnen, das die ganze Antenne dunkel färbt und auf den Schnitten auf beiden Seiten als eine dunkle Linie sichtbar ist. Es liegt nicht, wie ich zuerst annahm, in der Hypodermis, sondern bildet eine besondere Schicht, die direkt unter der Hypodermis gelegen ist. Auf Fig. 30 *pk* lassen sich deutlich die Kerne der Pigmentschicht erkennen.

Regeneration der ganzen Antenne.

Nach Schilderung der Anatomie und Histologie, werde ich zunächst die Regeneration der Antenne in toto beschreiben, um dann später die Regeneration der einzelnen Gewebe und Organe folgen zu lassen.

Schneidet man die Antenne in ihrem Basalgliede, also im vierten Gliede ab, so wird sie innerhalb dreier Wochen wieder ersetzt. Autotomie erfolgt, wenn man mehr als die Hälfte des betreffenden Gliedes entfernt. Da mir nun, wie schon erwähnt, das zweite Glied für meine Versuche am geeignetsten schien, so schnitt ich, um Autotomie zu vermeiden, ein Drittel desselben ab. Der Schnitt ist also direkt hinter dem Ansatze des ersten Gliedes geführt. Ich habe die Schnittstelle auf Textfig. II mit dem Buchstaben *s* bezeichnet.

Nach der Operation trat eine starke Blutung ein, die aber bald zum Stillstande kam. Die Tiere schienen nach der Operation nicht sehr geschwächt zu sein, denn sie nahmen nach wie vor ihre Bewegungen wieder auf. Es ist sehr zu empfehlen, junge Exemplare zu den Versuchen zu verwenden, da sie schneller regenerieren und auch wegen des noch weniger harten Chitinpanzers nachher leichter in Schnitte zu zerlegen sind.

Antennenregeneration.

60 Tieren wurde am 28. Oktober ein Drittel des zweiten Gliedes abgeschnitten.

Alter	Erscheinungen
3 Stunden	die starke Blutung hatte aufgehört
5 -	die starke Blutung hatte aufgehört
7 -	der zarte Gerinnungspfropf war sichtbar
24 -	
48 -	keine weiteren Erscheinungen
3 Tage	der Wundpfropf war mit einer Chitindecke überzogen
4 -	- - -
7 -	- - -
10 -	die meisten Antennen zeigten bleiche Stümpfe
14 -	es hatten drei Tiere regeneriert
20 -	fünf weitere Tiere regeneriert
33 -	im ganzen 26 Tiere regeneriert

Nach 33 Tagen hatten von den 49 Tieren, die noch am Leben waren, 26 die Antennen wieder vollständig regeneriert. Die Antennen

unterscheiden sich von den normalen nur durch ihre bleiche Farbe. Bei den meisten Tieren trat die bleiche Farbe erst von der Operationsstelle aus ein, während einige wenige schon die bleiche Farbe von dem Gelenk zwischen ersten und zweiten Glied aus zeigten. Bei diesen Tieren war ohne Zweifel Autotomie erfolgt, da wahrscheinlich der größte Teil des Gliedes bei der Operation entfernt war.

Merkwürdig ist, daß das Auftreten der neuen Glieder innerhalb eines Tages erfolgt war, denn während die Antennen bei der Kontrolle am 28. November nur bleiche Stümpfe zeigten, die auf das Zurückweichen des Pigments und auf den Zerfall der Gewebe zurückzuführen sind, war am 29. November schon die Regeneration vor sich gegangen. Dies ist so zu erklären, wie auch LOEB bei *Daphnia* beobachtet hat, daß die neuen Glieder unter der alten Chitindecke gebildet und dann bei der nächsten Häutung vorgeschoben werden. Auch GODELMANN hat bei seinen Regenerationsversuchen, die er mit Phasmiden gemacht hat, gefunden, daß die Regeneration unter der Haut vor sich geht und dann bei der nächsten Häutung das neugebildete Glied plötzlich sichtbar wird. Die Neubildung der Glieder unter der alten Decke ist auf der Fig. 12 sehr klar ersichtlich. Man sieht hier eine in Regeneration begriffene Antenne, deren neugebildete Glieder noch unter der alten Chitindecke liegen, um bei der nächsten Häutung frei zutage zu treten. Noch bemerken möchte ich, daß unter den operierten Tieren nach 33 Tagen einige darunter waren, die außer einem bleichen Stumpf, noch keine Spur einer Regeneration zeigten. Überhaupt habe ich bei meinen späteren Untersuchungen gefunden, daß die Tiere sehr unregelmäßig regenerieren, so daß man mit der Altersbestimmung der einzelnen Regenerate oft im unklaren ist, da später operierte Tiere oft früher regenerieren als die früher operierten. Ich glaube, daß der Grund hierfür in dem Alter und dem jeweiligen Ernährungszustand des einzelnen Tieres zu suchen ist. Ähnliche Beobachtungen über die zeitlichen Verschiedenheiten im Auftreten der Regenerate sind auch bei den Regenerationserscheinungen andrer Tiergruppen häufig gemacht worden, ich erinnere an die von KORSCHELT mitgeteilten Beobachtungen über das Regenerationsvermögen der Lumbriciden.

Um nun auch in histologischer Beziehung die Regeneration genau kontrollieren zu können, operierte ich am 13. Januar noch 60 Tiere und konservierte erst stündlich und später täglich. Bei der Beobachtung der operierten Tiere zeigte es sich, daß vor dem 15. Tage keine Regenerationserscheinungen auftraten, mit Ausnahme des bleichen

Stumpfes, der, wie schon erwähnt, auf den Zerfall des Gewebes und das Zurückweichen des Pigments zurückzuführen ist. Außerdem hatte nur eine Assel am 15. Tage neu regeneriert. Ich lasse wieder eine Tabelle folgen, will sie aber kürzen, da bis zum 15. Tage keine Regenerationserscheinungen sich zeigten.

Tabelle.

Alter	Erscheinungen
2 Stunden —15 Tage	keine Regenerationserscheinungen
15 Tage	39 überlebende Tiere hatten bleiche Stümpfe
18 -	zwei Tiere hatten regeneriert
20 -	drei weitere Tiere regeneriert
22 -	keine neuen Erscheinungen
27 -	sechs weitere Tiere regeneriert

Auch bei Beobachtung dieser Serie konnte ich feststellen, daß das Erscheinen der neuen Glieder innerhalb eines Tages vor sich gegangen war. Ich habe dann meine Beobachtungen noch bis zum 35. Tage nach der Operation fortgesetzt und sämtliche Exemplare konserviert. Die dazwischenliegenden Tage habe ich noch durch eine zweite Serie ergänzt, so daß ich eine vollständige Serie von 2 Stunden bis zu 35 Tagen zur Verfügung hatte.

Wundverschluß und Neubildung der Antenne.

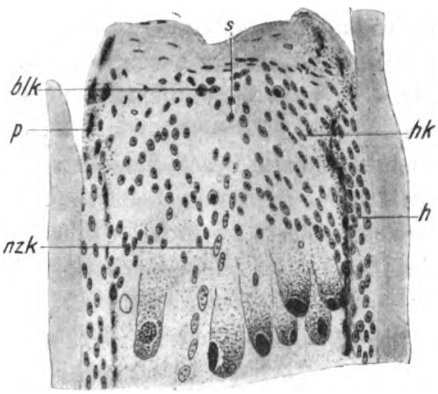
Nach der Operation tritt eine starke Blutung ein, die bald nachher zum Stehen kommt. Durch das gerinnende Blut wird zunächst ein Pfropf gebildet, der der Wunde als provisorischer Verschluß dient. Dieser Gerinnungspfropf wird immer mehr verstärkt durch Einwanderung und Verschiebung von Zellmassen. Hat dieser Pfropf seine Aufgabe einen vorläufigen Abschluß der Wunde gegen die umgebende Außenwelt herzustellen, erfüllt, so wird er später abgestoßen und der endgültige Wundverschluß durch die Hypodermis findet statt. Vielleicht ist es immerhin bis zu einem gewissen Grade gestattet, bei einem Vergleich des Wundheilungsprozesses die Verhältnisse andrer wirbelloser Tiere z. B. der Anneliden heranzuziehen, deren Regenerationsvorgänge in der letzten Zeit eine so eingehende Berücksichtigung fanden.

F. v. Wagner hat bei der Regeneration von *Lumbriculus variegatus* den Vorgang der Wundheilung genauer beschrieben. Nach ihm tritt

nach der Operation zuerst ein Reinigungsprozeß der Wunde auf, indem ausgeflossene und aus dem Zusammenhang geratene Zellen abgestoßen werden. Indem nun die zurückbleibende Masse der an der Wundstelle zutage getretenen Körpersubstanz über den gesunden Geweben eine zusammenhängende, zumeist allerdings unregelmäßig bucklig gestaltete Deckschicht bildet, erscheint bereits der provisorische Abschluß des gesamten Wundareals hergestellt. Der dem provisorischen bald folgende definitive Wundverschluß, vollzieht sich rasch, indem die Hypodermis sich von den äußeren Wundrändern her konzentrisch über die Wundfläche hinzieht, bis sie dieselbe völlig überzogen hat. Fast dieselben Verhältnisse schildert auch Max Abel bei der Limicolen-Regeneration.

Bei meinen Untersuchungen an *Oniscus murarius* konnte ich beobachten, daß nach der Bildung des Blutgerinnsels viele Zellen an der Schnittfläche auftraten, die sich mit Resten von durchschnittenem Gewebe, wie Muskelfasern und Kernen, Nervenkernen und Drüsenmasse mischten. Die weitaus größte Anzahl dieser Zellen stammt aber aus der Hypodermis, die infolge des durch den Schnitt aufgehobenen Seitendrucks, über die Wundränder wandern, und so den provisorischen Wundverschluß bilden. Fig. 1 zeigt ein vor zwei Stunden durchschnittenes Glied. Die Blutung hat aufgehört, und durch das gerinnende Blut ist der erste provisorische Wundverschluß gebildet. Es tritt nun eine Ansammlung von Zellen an der Schnittfläche (Textfig. IV *s*) auf, die aus Zellen der Hypodermis, des Nerven, aus Pigmentzellen und Blutkörperchen zusammengesetzt ist. Alle diese Zellen sammeln sich am Wundrande und bilden mit dem gerinnenden Blut und den zerfallenen Gewebsteilen zusammen den Wundpfropf (Fig. 2 *gpf*). Dieser provisorische Wundverschluß dient nur zur Bedeckung der Wunde und hat mit der späteren Regeneration der Antenne nichts zu tun. Bald fangen die Kerne dieses Wundverschlusses an zu degenerieren, bis sie zuletzt vollständig verschwunden

Fig. IV.



Bildung des Gerinnungspfropfes.
blk Blutkörperchen, *nzk* Nervenzellenkerne,
h Hypodermis, *p* Pigment.
hk Hypodermiskerne,

sind. Der ganze Vorgang ist nur eine Vorbereitung für die Regeneration, welche ungefähr drei Tage nach der Operation beginnt.

Zu dieser Zeit wandern die Zellen der Hypodermis von beiden Seiten über die Schnittfläche hinüber, bis sie dieselbe vollständig bedecken. Fig. 3 zeigt ein solches Stadium. Von den Zellen des Wundpfropfes ist schon eine große Anzahl zerfallen. Die bisher unregelmäßig gelagerten Hypodermiszellen nehmen bald eine regelmäßige Lagerung an und fügen sich als Zellen der neuen Hypodermis epithelartig aneinander. Fig. 4 zeigt die Anordnung der Zellen, wie sie sich eben in eine Reihe geschoben haben. Dieses neue Epithel bildet die spätere Spitze des ersten Antennengliedes, so daß also die Bildung der neuen Glieder von dem distalen Ende des alten Stumpfes nach innen zu erfolgt. Nunmehr beginnt von dem Epithel aus die Abscheidung einer neuen Cuticula. Man kann deutlich beobachten, wie das Chitin der Cuticula schichtenweise ausgeschieden wird. Das neugebildete Chitin ist wie Fig. 5 *nch* zeigt, deutlich durch seine lose geschichtete Beschaffenheit von dem alten fast strukturlosen Chitin der Ränder zu unterscheiden. Auf derselben Figur ist auch noch der letzte Rest des provisorischen Wundpfropfes zu erkennen. Daß die neue Cuticula so dauerhaft gebildet wird, hat wohl seinen Grund darin, daß das Tier dieselbe noch fast drei Wochen behält, da unter ihrem Schutze, innerhalb der alten Chitinhüllen, die Entwicklung der neuen zarten Glieder vor sich geht. Die zuerst gebildete Chitinhaut hat also nur die Bedeutung einer Schutzhülle für die unter ihr sich neu bildenden Organe.

Auch dieses Verhalten scheint mir eine bemerkenswerte Anpassungserscheinung zu sein, die beim Verlust der Antennen und in ähnlicher Weise auch bei Verlust der Extremitäten, eine wichtige Rolle als Schutz der sich neu bildenden Teile spielt. Ich möchte dies im Hinblick auf die obigen Ausführungen, die Erscheinungen der Autotomie betreffend, ausdrücklich bemerken. Auf Fig. 6 hat sich nun die epitheliale Anordnung der neuen Hypodermiszellen noch vervollkommnet, so daß jetzt alle Kerne mit der Längsachse in einer Richtung stehen. Inzwischen beginnen die durch den Schnitt getroffenen Muskeln und Nerven zu zerfallen, und ziehen sich von dem Wundrande zurück, so daß also eine Degeneration an der Schnittfläche Hand in Hand geht mit der beginnenden und fortschreitenden Regeneration. Nur einige Muskel- und Drüsenüberreste kann man noch in der Nähe der Wundfläche bemerken. Die Muskelstümpfe haben sich nach der Operation zusammengezogen und liegen in der

Nähe der Hypodermis des alten Gewebes; in Fig. 4*m* sieht man einen solchen Muskelstumpf der Hypodermis anliegen. Diese alten Gewebsreste werden allmählich resorbiert und schwinden mit der Zeit. Durch den Zerfall der Gewebe bildet sich unter der Chitindecke ein freier Raum aus, in dem nur einzelne Blutkörperchen zu sehen sind. Am Rande schreitet die Bildung der neuen Hypodermis immer mehr voran, so daß bald schon die Spitze des ersten Gliedes zu erkennen ist, wie Fig. 7 zeigt. Fig. 8 zeigt dann schon die Einschnürung des zweiten Gliedes, das auf Fig. 9 und Fig. 10 deutlich ausgebildet ist. Man sieht also jetzt schon einen Teil der neuen Antenne in der alten Chitinhaut liegen, die sie wie eine Scheide umgibt (Fig. 11 und Fig. 12).

Auf diesem Stadium, das 11 Tage alt ist, treten überall in den Hypodermiszellen Mitosen auf. Das Pigment hat sich, wie die drei letzten Figuren bei *p* zeigen, stark zurückgezogen, bzw. ist hier noch nicht neu gebildet worden. Fig. 10 zeigt ungefähr dieselben Verhältnisse wie die vorhergehende, nur ist auf ihr das Gelenk zwischen dem ersten und zweiten Glied wesentlich besser entwickelt. Auf den beiden folgenden Figuren sieht man dann die neugebildeten Glieder in etwas gekrümmtem Zustande unter der alten Chitinhülle liegen, was offenbar auf das fortschreitende Wachstum der sich allmählich mehr sondernden und weiter ausbildenden Glieder zurückzuführen ist. Im Verlaufe von ungefähr 15 Tagen erscheint dann die Antenne nach stattgefundener Häutung so, wie sie auf Fig 13 abgebildet ist. Auf die sich in ihr vollziehende weitere Ausbildung der Organe soll nunmehr eingegangen werden.

Muskelregeneration.

Obwohl die Muskelregeneration erst fast zuletzt beginnt, möchte ich sie dennoch vorausschicken, da die Regeneration des Nerven, des Tasthaares und der Borsten im innigen Zusammenhange steht und dieselben besser zusammen behandelt werden.

Wie schon erwähnt, beginnt die Regeneration der Muskeln verhältnismäßig spät und zwar auf dem Stadium der Fig. 10, auf welchem das Gelenk zwischen dem ersten und zweiten Glied schon deutlich ausgebildet ist. Dieses Stadium ist ungefähr 10 Tage alt. Soweit ich mich aus der Literatur selbst überzeugen konnte, scheint über Muskelregeneration bei Arthropoden noch sehr wenig bekannt zu sein, so daß man mehr oder weniger auf die Arbeiten angewiesen ist, die über die Regeneration der Wirbeltiermuskulatur vorliegen.

Immerhin zeigt aber die Muskulatur von *Oniscus* durch ihren ganzen Bau, besonders aber durch ihre Querstreifung, große Ähnlichkeit mit den Wirbeltiermuskeln. BARFURTH schreibt über die Regeneration der quergestreiften Muskelfasern im neugebildeten Amphibienschwanz: »Die Untersuchung dieser Regeneration ist so schwierig, und die dabei auftretenden Vorgänge sind so bunt, daß eine einheitliche Darstellung derselben zur Zeit noch kaum möglich ist. Wir wissen so viel, daß vor und neben der Regeneration eine mannigfaltige Degeneration der verletzten Muskelfasern eintritt, und endlich sind alle neueren Forscher darüber einig, daß die Regeneration der quergestreiften Muskelfasern weder von den Blutkörperchen, noch vom Bindegewebe, sondern vom persistierenden Muskelgewebe ausgeht.«

Es existieren zwei Theorien. Nach der einen (C. O. WEBER, C. E. E. HOFFMANN und O. KRASKE) lösen sich die alten Muskelfasern gewissermaßen erst in ihre Elemente, die Muskelkörperchen oder Sarcoblasten auf. Diese vermehren sich und entwickeln sich zu jungen Muskelfasern (Sarcoblastentheorie). Nach der andern (NAUMANN und NAUWERK), wachsen aus den angeschnittenen Muskelfasern Knospen oder Sprossen heraus, die proliferierende Kerne enthalten und junge Muskelfasern bilden (Knospentheorie).

Meine Beobachtungen bei der Muskelregeneration waren nun folgende: Ich konnte bemerken, daß, nachdem der Schnitt geführt war, der durchschnittene Muskelstrang sich zurückzog und an der Hypodermis liegen blieb, wie Fig. 4 bei *m* es zeigt. Bald jedoch traten degenerative Erscheinungen in den geschädigten Muskelfasern auf, und es kam zur Auffaserung der Muskelzüge und zu ihrem scholligen Zerfall.

Meine Auffassung über die Regeneration neigte anfangs auch dahin, daß das neue Muskelgewebe aus dem alten zurückgebliebenen Stumpf sich bilden würde, ich mußte aber im Laufe der Untersuchungen konstatieren, daß der alte Stumpf vollständig degenerierte und verschwand, so daß von einer Regeneration dieser Art keine Rede sein konnte. Man kann sich auf meinen lückenlosen Schnittserien dieser Stadien mit Sicherheit davon überzeugen, und die hier gegebenen Figuren bestätigen es, daß auch nicht der geringste Rest eines alten Muskelstumpfes oder auch nur einzelne Elemente eines Muskels, wie Fasern oder Muskelkörperchen, zu sehen sind. Eine Regeneration aus dem alten Stumpfe oder aus persistierenden Muskelelementen muß ich nach meinen Beobachtungen als unmöglich bezeich-

nen. Nach meinen aufs genaueste geprüften Befunden erfolgt die Neubildung des Muskels vielmehr auf ganz andre Weise und nimmt an einer ganz andern Stelle ihren Anfang.

Ungefähr auf einem Stadium wie es Fig. 10 zeigt, sieht man am Gelenk des ersten und zweiten Gliedes bei *g* eine Anhäufung von Hypodermiszellen austreten, die nach und nach sich vermehren und in die Tiefe wuchern. Zwischen ihnen ist ein schmaler Spalt erkennbar, in dem später die Sehne auftritt. Immer tiefer senkt sich der Zellenhaufen, während man gleichzeitig bemerkt, daß ein Teil der länglichen dunkel tingierten Hypodermiskerne eine rundliche Gestalt und eine viel hellere Färbung annehmen, so daß sie einem späteren Muskelkern durchaus ähnlich sehen (Fig. 14 *uk*). Ich kann nur annehmen, daß es sich hierbei augenscheinlich um die Umwandlung in Muskelkerne handelt. Dieses Übergangsstadium ist auf Fig. 14 gut ersichtlich. Man kann hier die langen dunklen Hypodermiskerne (*hk*) von den sich zu Mukelkernen differenzierenden Kernen (*uk*) wohl unterscheiden. Fig. 15 führt uns ebenfalls diese Umwandlung der Kerne vor Augen.

Auf Fig. 16 *pt* lassen sich an dem protoplasmatischen Teile des Zellenstranges bereits feine Fasern erkennen, die auf den beiden folgenden Figuren klar zutage treten. Diese histologische Differenzierung, die im Ausscheiden feiner Fibrillen in der Längsrichtung der Zelle besteht, und die auch von MEISENHEIMER bei der Entwicklung der Muskeln bei den Pantopoden beobachtet wurde, ist nichts andres als die Bildung der contractilen Muskelfasern. Auf Fig. 16 ist noch die Anlage der Sehne bemerkenswert, die von den Hypodermiszellen allmählich bei *s* ausgeschieden wird. Während nun der Strang weiter in die Tiefe wächst, nehmen die Muskelkerne an Zahl immer mehr zu, die Faserung des Stranges wird deutlicher, bis dann wie auf Fig. 19 ein typischer Muskelstrang *m* zu erkennen ist. Fig. 19 stellt einen Flachschnitt dar, daher das Auftreten der vielen Hypodermiskerne am oberen Ende des Muskels. Fig. 20 zeigt dann den fertigen Muskel mit der chitinösen Sehne bei *s*.

Es handelt sich also hier um eine Regeneration des Muskels weder aus dem alten Stumpf, noch aus den aufgelösten persistierenden Muskelelementen, sondern um seine Neubildung aus dem Ectoderm. Da aber nach der hier gegebenen Darstellung von der Muskelregeneration zwischen ihr und der doch wohl vom Mesoderm aus erfolgenden Embryonalentwicklung der Muskeln ein recht beträchtlicher Unterschied besteht, so möchte man leicht in Zweifel geraten, ob die von

mir beobachteten Verhältnisse das Richtige trafen. Hierzu kann ich nur sagen, wie auch schon oben bemerkt wurde, daß ich alle Aufmerksamkeit auf diesen Punkt verwendete, da mir meine Ergebnisse über die Muskelregeneration aus theoretischen Gründen selbst wenig wahrscheinlich vorkamen. Ich konnte aber trotz allen Nachprüfens zu keinem andern Ergebnisse gelangen und bin der festen Überzeugung, daß meine Resultate bei späteren Versuchen ähnlicher Art sich zweifellos bestätigen werden.

Angenommen, daß, wie ich glaube, hierin ein Abweichen von der ontogenetischen Entwicklung der Muskulatur besteht (als ganz zweifellos könnte dies erst durch das genaue Studium der Embryonalentwicklung desselben Objekts erhärtet werden), so wäre selbst dieses Verhalten nichts absolut Ungewöhnliches, denn es sind ja noch andre Beispiele vom Abweichen der regenerativen und embryonalen Entwicklungsvorgänge bekannt geworden, ich erinnere speziell an die bekannten Beispiele der abweichenden Bildung des Pharynx der Anneliden und Turbellarien bei der Regeneration und in der Ontogenie. Im vorliegenden Falle würde es freilich verfrüht erscheinen, derartige Betrachtungen theoretischer Natur schon jetzt an diese Beobachtungen anknüpfen zu wollen, zumal es ja am Ende nicht unmöglich wäre, daß die embryonalen Muskeln von den ectodermalen Sehneneinstülpungen aussproßten und dann Regeneration und Embryonalentwicklung sogar übereinstimmten.

Eine, wie mir scheint, sehr bemerkenswerte Stütze finden diese Beobachtungen durch eine Untersuchung, die mir erst nach Abschluß meiner eignen Arbeit bekannt wurde. M. A. Reed hat bei ihren Regenerationsversuchen am Flußkrebs gefunden, daß bei dem Ersatz des ersten Beines die Muskulatur ebenfalls aus dem Ectoderm gebildet wird. Die Abbildungen dieser Arbeit zeigen bei der Muskelregeneration fast genau dieselben Verhältnisse, wie auch ich sie beobachten konnte, indem auch hier die Regeneration in einer Ansammlung von Hypodermiszellen, die in die Tiefe wuchern, ihren Anfang nahm. Selbst die Ausscheidung der Sehne in dem Spalt zwischen den Hypodermiszellen ist auf dieselbe Art und Weise beschrieben, wie ich es gefunden hatte. Die Darstellung über Wundheilung und Wundverschluß, zeigen auch mit Ausnahme einiger geringfügiger Unterschiede große Ähnlichkeit mit meinen Befunden. Die Nervenregeneration dagegen, die bei meinen Untersuchungen aus dem alten Stumpfe erfolgt, ist in jener Arbeit anders geschildert, indem sie dort ebenfalls aus dem Ectoderm entsteht.

Nervenregeneration.

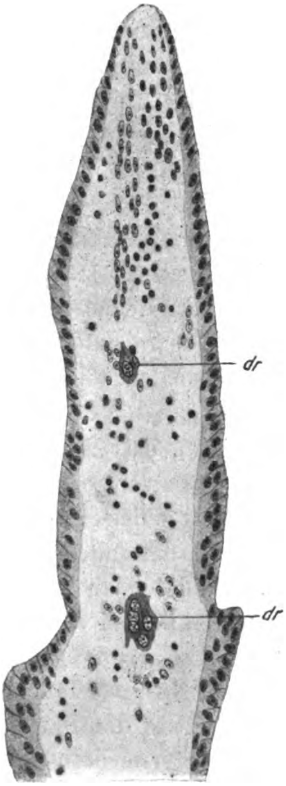
Weit einfacher als die Muskelregeneration gestaltet sich die Regeneration des Nerven. Die Regeneration des peripheren Nervensystems erfolgt im Anschluß an die durch die Operation erzeugten centralen Stümpfe, es werden also angeschnittene Nervenstränge vom centralen Rest regeneriert. NEUMANN sagt darüber: »Niemand zweifelt wohl zur Zeit daran, daß ein sehr wichtiger Faktor bei der Wiederherstellung der Leitung in einem Nerven, dessen Kontinuität unterbrochen ist, in dem Hervorwachsen junger Fasern aus seinem centralen Stumpfe besteht und es kann nur noch Streit darüber bestehen, in welchem Umfange dieser Vorgang stattfindet. Während nämlich nach der einen Ansicht von WALLER, RANVIER und andern Forschern die jungen Fasern in den peripheren degenerierten Teil hinein bis zu seinem letzten Ende wachsen, so beschränkt sich nach andrer Auffassung die centrale Neubildung lediglich darauf, daß die im Nerven bestehende Lücke dadurch überbrückt wird, worauf alsdann in dem degenerierten peripheren Abschnitt des Nerven die Bildung neuer Fasern autochthon aus dem durch den Degenerationsprozeß geschaffenen protoplasmatischen Material erfolgt.

Ich konnte bei meinen Untersuchungen beobachten, daß die Regeneration des Nerven sehr früh ihren Anfang nahm und zwar auf einem Stadium, das ungefähr fünf Tage alt war. Nach Anlage des Schnittes trat eine Degeneration des angeschnittenen Nerven am getroffenen Ende ein, so daß ein Stück desselben zerfiel. Bald jedoch konnte man aus dem alten proximalen Stumpfe wie ihn Fig. 21 bei *n* zeigt, die Anfänge junger Fasern hervorwachsen sehen (Fig. 22 *nf*). Das Wachstum der jungen Fasern geht sehr rasch vor sich, so daß sie bald in zwei Strängen die Spitze der Antennen und zwar den Sinneszellenkomplex *szgr*, der unter dem Tasthaar *t* liegt, erreicht haben, wie auf den Figuren 23—25 zu verfolgen ist. An dem Sinneszellenkomplex *szgr* fasern sich die beiden Stränge auf und geben feine Fibrillen an die einzelnen Sinneszellen ab. Was nun die Nervenzellenkerne anbelangt, die, wie Fig. 23 *nk* zeigt, in großer Anzahl vorhanden sind, so werden dieselben bei der Regeneration durch Nachschieben vom proximalen Ende her ersetzt, d. h. es findet ein Verschieben der Zellen von dort aus statt. Mitosen oder sonstige Teilungsvorgänge konnte ich an diesen Kernen freilich nie beobachten. Die Regeneration des Antennennerven von *Oniscus* geht also nach meinen Beobachtungen durch direktes Auswachsen junger Nervenfasern aus dem alten Stumpf vor sich.

Die Regeneration der Drüsen.

Über die Drüsen ist, wie schon bei der Anatomie der Antenne erwähnt, recht wenig bekannt, so daß meines Wissens auch über ihre Regeneration keine Angaben vorliegen. Diese verläuft bei der Antennenregeneration von *Oniscus* folgendermaßen.

Fig. V.

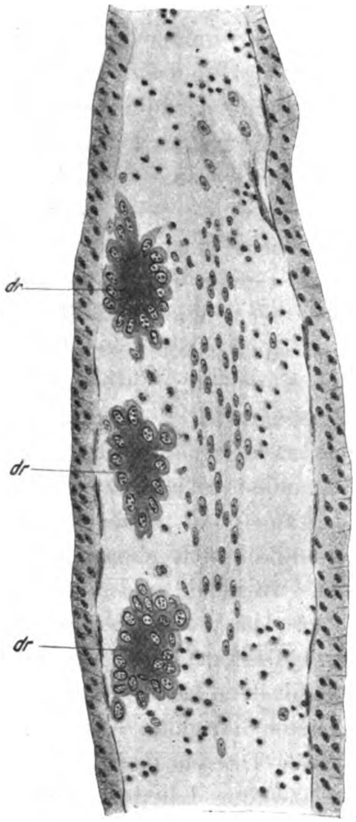


Antennenspitze mit Drüsenfollikeln. *dr* Drüsenanlage.

Auf einem noch jungen Stadium, das ungefähr 10 Tage alt ist, bemerkt man, wie einzelne Zellen aus der Hypodermis nach innen vortreten, woraus dann schließlich eine Ectodermwucherung entsteht (Fig. 40 *ektw*). Die Stelle, an welcher die Wucherung vor sich geht, ist keine fest bestimmte, sondern diese kann an der Wandung sowohl des ersten, wie auch des zweiten Gliedes an verschiedenen Punkten auftreten, welches Verhalten wegen der Beziehungen zum Ausführungsgang von Bedeutung ist. Auf Fig. 41 sieht man diese Wucherung in einem etwas weiter vorgeschrittenen Stadium. Sehr erheblich ist die seither eingetretene Änderung nicht. In einem weiteren Stadium der Drüsenregeneration, Fig. 44 *dra*, zeigen sich einige Zellen, die nicht mehr im Zusammenhang mit der Wucherung und dem Ectoderm stehen. Ein solcher Zusammenhang ist auch auf den folgenden Schnitten der betreffenden Serie nicht mehr festzustellen. Offenbar vollzieht sich der Vorgang so, daß nach geschehener Einwucherung eine Abtrennung einzelner Zellenkomplexe erfolgt. Einen solchen, schon weiter differenzierten erblickt man in Fig. 43 *dra*. Späterhin legen sich die isolierten Zellenkomplexe zu Drüsenanlagen zusammen. Zu der ersten Drüsenanlage treten auch jetzt noch Zellen durch Wucherungen aus dem Ectoderm hinzu (Fig. 41). In derselben Figur erkennt man in der Mitte der Drüsenanlage eine Zelle, die sich ihrer Größe und Struktur nach bereits deutlich als Drüsenzelle zu erkennen gibt. Bei *ektw* ist noch die Ectodermwucherung sichtbar, die aber mit der Drüsenanlage selbst nicht mehr im Zusammenhange steht.

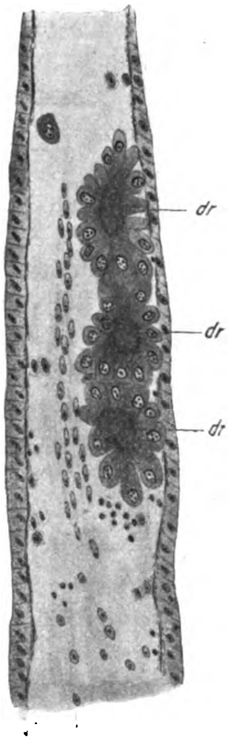
Man würde vielleicht vermuten, und ich war jedenfalls dieser Anschauung, daß die Drüsenbildung von der Wucherungsstelle aus in der Weise erfolgt, daß sie nach innen hinein in die Höhlung der Antenne sich erstreckt, und die Verbindung mit der Hypodermis erhalten bleibt, und an dieser Stelle später der Ausführungsgang ausmündet.

Fig. VI.



Zweites Glied mit Drüsenanlagen (*dr*).

Fig. VII.

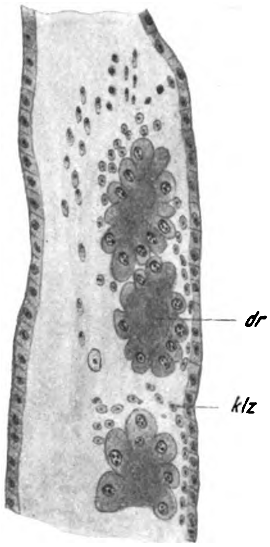


Zweites Glied mit verschmolzenen Drüsenanlagen (*dr*).

Den Ausführungsgang selbst konnte ich, wegen seiner schon erwähnten außerordentlich feinen Beschaffenheit, leider nicht genau verfolgen, konnte jedoch so viel feststellen, daß er nicht direkt vom Ectoderm aus dadurch gebildet wird, daß die Verbindung der Drüsenanlage mit dem Ectoderm bestehen bleibt und dieselbe sich später zum Ausführungsgang entwickelt, sondern aus meinen Untersuchungen ergibt sich eher, daß kleinere, ihren Ursprung ebenfalls aus dem Ectoderm nehmende Zellen, Textfig. VIII *klz*, sich um die Drüsenanlage sammeln,

und von diesen aus wahrscheinlich die Bildung des Ausführungsganges erfolgt. Ein weiteres Fortschreiten der Drüsenentwicklung ergibt sich aus dem Stadium der Figur 44, welches zwei kleine Follikel der Drüsenanlage zeigt, die in ihrer Struktur von derjenigen der Hypodermiszellen noch wenig unterschieden sind, während auf Fig. 45 *dra* die Differenzierung der Ectodermzellen zu drüsenähnlichen Zellen bereits weiter fortgeschritten ist. Die Drüsenanlage wird durch neuen Zellenzuwachs und Zellenvergrößerung immer umfangreicher, wie Fig. 46 *dra* zeigt, und nun beginnt eine regelmäßige radiale Anordnung der Zellen, wie sie Fig. 47 *dra* zeigt. Dieses Stadium ist auch noch insofern interessant, als es drei Entwicklungsstufen zeigt, von denen das eine noch recht weit zurück ist. Die radial um das Lumen liegenden Drüsenzellen strecken sich, wie Fig. 48 und 49 zeigen, in die Länge, auch vergrößern sich die einzelnen Komplexe, wie sie in Textfigur VI zu sehen sind, bis sie schließlich aneinanderstoßen und nach und nach vollständig miteinander verschmelzen. Auf der Textfig. VII kann man beobachten, wie zwei Drüsenfollikel sich eben aneinander gelegt haben, während am andern Ende das dritte mit dem zweiten schon enger vereinigt ist. Textfig. II zeigt dann die fertige Drüse mit dem Ausführungsgang von einer unverletzten normalen Antenne. Die Hauptmasse der Drüsen liegt, wie schon erwähnt, im zweiten Glied der Antenne, jedoch finden sich auch im ersten Glied einige Follikel, wie wir sie auf Textfig. V bemerken.

Fig. VIII.



Zweites Glied mit Drüsenanlagen (*dr*) und kleinen, den Drüsengang bildenden Zellen (*klz*).

Als besonders bemerkenswert soll nochmals hervorgehoben werden, daß bei der Regeneration der ganze Drüsenapparat aus dem Ectoderm hervorgeht, welche Entstehung er vermutlich auch in der Embryonalentwicklung haben dürfte.

Wie über die Drüsen selbst, so ist auch über ihre Entwicklung wenig bekannt, und über diejenigen der Antenne von *Oniscus*, soviel mir bekannt wurde, überhaupt nichts. Zum Vergleich möchte ich hier eine Abteilung des Tierreichs heranziehen, die zwar recht weit

entfernt steht, die aber hinsichtlich der Drüsenentwicklung in den Extremitäten eine entschiedene Ähnlichkeit erkennen läßt. Es sind die Pantopoden, deren Entwicklung unlängst von MEISENHEIMER behandelt wurde.

MEISENHEIMER beschreibt die Extremitätendrüsen der Pantopoden, die in allen drei Extremitätenpaaren zu beobachten sind. Bei der Entwicklung derselben treten auf einem noch sehr jungen Stadium einige kleine Zellen aus dem Ectoderm an einer bestimmten Stelle aus, die rasch an Größe zunehmen, einen Hof von dunkel gefärbten dotterfreiem Protoplasma um sich sammeln, aber ihren Zusammenhang mit dem Ectoderm noch bewahren. Endlich lösen sie sich völlig los, aber kleinere Zellen drängen noch nach, worauf dann die Drüsenzellen mächtig anschwellen, die kleineren Zellen sich epithelial um dieselben anordnen, am vorderen Ende sich in die Länge strecken und zu dem Ausführungsgange ausziehen. Alle Teile der Drüsen sind mithin auf diesem Stadium bereits angelegt; sie leiten sich alle von der gleichen Ectodermwucherung ab. Eine große Ähnlichkeit der Embryonalentwicklung dieser Drüsen mit der Drüsenentwicklung bei der Antennenregeneration von *Oniscus* ist nicht zu verkennen, und es dürfte als wahrscheinlich angesehen werden, daß auch die embryonale Drüsenentwicklung dieser Form ähnlich verläuft.

Die Regeneration des Tasthaares.

Fast gleichzeitig mit der Nervenregeneration beginnt auch die Anlage des neuen Tasthaares an der Spitze der neugebildeten Antenne. Es ist nun, wie ich schon bei der Anatomie der Antenne erwähnte, eine große Streitfrage, ob der unter dem Tasthaar liegende Zellenkomplex ein Ganglion ist und aus Nervenzellen besteht, oder ob er eine Sinneszellengruppe ist, die aus der Hypodermis stammt. Nach CLAUS ist es ein Ganglion und das Tasthaar selbst wird von Nervenfasern, die vorher das Ganglion durchsetzt haben, gebildet. Dem gegenüber steht die Ansicht von O. v. RATH, der behauptet, daß es eine Sinneszellengruppe sei, die aus der Hypodermis stamme, und an die der Nerv nur herantrete, während das Tasthaar von den protoplasmatischen Fortsätzen der Sinneszellen gebildet werde. Im Laufe meiner Untersuchungen konnte ich auch zur Lösung dieser Frage etwas beitragen, wie ich weiter unten mitteilen werde.

Ungefähr auf einem Stadium, das fünf Tage alt ist, bemerkt

man, wie an der Spitze der Antenne durch Einsenkung der Hypodermis eine Grube entsteht (Fig. 26 *gr* und Fig. 27 *gr*), die sich nach und nach vertieft und zu einer Art Tasche aussackt. Auf Fig. 28 lassen sich die aus der Hypodermis stammenden Kerne in der taschenartigen Einsenkung erkennen (*hk*), während im Protoplasma eine Differenzierung entsteht, die ausgezeichnet ist durch eine heller gefärbte Spalte *gr*, umgeben von einem dunkleren Rande *t*, an dem die Kerne liegen. Diese Spalte *gr* wird später von Fasern des Tasthaares ausgefüllt. Fig. 29 zeigt uns dann die erste Anlage des Tasthaares in Gestalt zarter Fasern bei *f*. Diese Figur ist besonders wichtig, da man auf ihr die feinen Fasern des Tasthaares schon erkennen kann, bevor überhaupt der in der Regeneration begriffene Nerv den Zellenkomplex erreicht hat. Die Fig. 31 und 32 zeigen dann die weitere Ausbildung der Zellengruppe durch starke Zellvermehrung, während die Fasern des Tasthaares auf diesen Figuren schon sehr deutlich hervortreten, bis dasselbe dann auf Fig. 33 fast vollständig ausgebildet ist. Auf derselben Figur sieht man auch den Nerven an die Zellengruppe herantreten.

Es handelt sich nun um die Frage: Ist der Zellenkomplex aus Nervenzellen zusammengesetzt und demnach ein Ganglion und geht durch dasselbe der Nerv hindurch, um dann das Tasthaar zu bilden, oder ist es eine Gruppe von Sinneszellen, die aus der Hypodermis stammen und mit ihren protoplasmatischen Fortsätzen das Tasthaar bilden. Wie die Regeneration gezeigt hat, stammen die Zellen ganz sicher aus der Hypodermis und schon aus diesem Grunde sind sie für Sinneszellen zu erklären; eine Tatsache aber, die noch mehr hierfür spricht, und die vor allen Dingen beweist, daß wenigstens bei der Regeneration das Tasthaar nicht von Nervenfasern, sondern von den protoplasmatischen Fortsätzen der Sinneszellen gebildet wird, ist die, daß die erste Anlage der Faserung auftritt, bevor der Nerv schon bis zur Spitze reicht, wie die Schnittserie beweist, welcher die Figur entnommen ist. Ein Ausfüllen des Tasthaarlumens mit Nervenfibrillen, wie es CLAUS beschreibt, ist deshalb ausgeschlossen, vielmehr muß ich mich für die, übrigens jetzt wohl allgemein angenommene Auffassung O. v. RATHS aussprechen, nach welcher der Zellenkomplex eine Gruppe von Sinneszellen ist, die aus der Hypodermis stammen und die ihre protoplasmatischen Fortsätze zur Bildung des Tasthaares vereinigen.

Haar- und Chitinregeneration.

Es bliebe jetzt noch übrig, die Neubildung der Haare und des Chitins zu schildern. Da beide Vorgänge fast gleichzeitig vor sich gehen, werde ich dieselben zusammen behandeln.

Auf einem Stadium, das ungefähr zwölf Tage alt ist, bemerkt man, wie die äußere Epithelschicht eine Auszackung erfährt. Dieselbe hängt, wie wir später sehen werden, mit der Haarentwicklung zusammen. Auf demselben Stadium beginnt auch die Abscheidung des Chitins, und zwar wird dasselbe schichtenweise von der Hypodermis ausgeschieden. Auf Fig. 34 sieht man die erste Chitinschicht in Gestalt eines dünnen zarten Häutchens. Dieses Häutchen tritt auf dem Präparat durch seine stärker lichtbrechende Eigenschaft deutlich hervor. Fast zu derselben Zeit bemerkt man die erste Haaranlage. Auf Fig. 35 sieht man, wie die Epithelzellen Fortsätze *zf* aussenden, die, wie Fig. 36 zeigt, rasch länger werden, bis sie, wie auf den Fig. 37 und 38, einem Haare schon sehr ähnlich sind. Sämtliche Fortsätze sind mit einer feinen Chitinhaut bedeckt (Fig. 38 *ch*). Durch das Hervorwachsen der Haare wird nun die erste Chitinschicht *ch* hochgehoben und mehr und mehr von den Matrixzellen des Epithels entfernt, bis dieselbe bei Vollendung der Haare vollständig an die alte Chitinhülle, die das Ganze noch umgibt, herangedrängt ist. Mit dieser alten Hülle zusammen wird sie dann später bei der Häutung abgeworfen. Die Epithelzellen scheiden unterdessen ununterbrochen in feinen Schichten neues Chitin aus, so daß, wie man auf den Fig. 34—39 verfolgen kann, auf dem Epithel eine kräftige Chitindecke gelagert ist. Fig. 38 zeigt noch die hochgehobene erste Chitinschicht *ch*. Auf einem 15 Tage alten Stadium (Fig. 39) erscheint dann das neue Haar vollständig normal entwickelt.

Das Chitin ist also bei der Regeneration sowohl als auch bei der embryonalen Entwicklung ein Ausscheidungsprodukt der Hypodermis.

Die Regeneration der Haare erfolgt durch Aussenden protoplasmatischer Fortsätze der Epithelzellen. Es findet hier ein ganz ähnlicher Vorgang statt, wie ihn Korschelt bei der Bildung der Mikropylen beobachtet hat. In seiner Arbeit über die »Bildung der Eihüllen der Mikropylen und Chorionanhänge bei den Insekten« stellte nämlich Korschelt fest, daß die Mikropylkanäle und Erhebungen der Eihülle ebenfalls durch lange Fortsätze der Epithelzellen entstehen. Text und bildliche Darstellung in jener Arbeit zeigen in dieser Hinsicht

große Ähnlichkeit mit den von mir beobachteten Bildern. Desgleichen gilt dies für die seinerzeit von SEMPER und LEYDIG gemachten Beobachtungen über die Bildung der Haare der Insekten, bei welchen ebenfalls Zellfortsätze durch Umkleidung mit Chitin die Chitinerhebungen bilden und diese Zellfortsätze dann die Kanäle ausfüllen.

Zusammenfassung.

Die normale Antenne besitzt einen gut entwickelten Muskel- und Nervenapparat und ist mit ziemlich umfangreichen Drüsen ausgestattet.

Zur vollständigen Regeneration der im Basalgliede abgeschnittenen Antenne sind ungefähr drei Wochen nötig.

Schneidet man an einer Antenne über die Hälfte des zweiten Gliedes ab, so findet Autotomie statt, und die Regeneration erfolgt vom Gelenk aus. Die Fähigkeit zur Autotomie sowie die auf eine bestimmte Stelle beschränkte Regenerationskraft sind nicht als primäre Eigenschaften, sondern als sekundäre Einrichtungen, Anpassungen, aufzufassen.

Die Regeneration der neuen Glieder geht unter der alten Chitinhülle vor sich, und erst nachdem die alte Hülle bei der Häutung abgestoßen ist, treten die neuen Glieder zutage.

Bei der Wundheilung tritt erst ein provisorischer Wundverschluß ein, der später durch eine chitinisierte Bedeckung der Schnittfläche ersetzt wird.

Der provisorische Wundpfropf wird gebildet von dem Blutgerinnsel und den Resten der Hypodermis-, Muskel-, Nerven- und Drüsenzellen.

Der definitive Verschluß der Wunde erfolgt in der Weise, daß die Hypodermis von beiden Seiten über die Wundfläche wächst und sie vollständig bedeckt.

Nach Bildung des Epithels wird eine neue Cuticula ausgeschieden, die mit der alten Chitinhülle zusammen eine Schutzhülle bildet, innerhalb derer sich die neuen Glieder entwickeln.

Die Muskelregeneration geht nicht von den alten Stümpfen aus, sondern nimmt vom Ectoderm aus ihren Anfang.

Die Nervenregeneration erfolgt in der Weise, daß aus dem alten proximalen Stumpf die jungen Nervenfasern herauswachsen.

Die Drüsenregeneration geht vom Ectoderm aus und vollzieht sich durch eine Einwucherung von Zellen, die sich später gruppenweise zu den Drüsenfollikeln anordnen.

Die Regeneration des Tasthaares erfolgt von der Hypodermis aus. Die Bildung des Zellenkomplexes unter dem Haar entsteht durch Einstülpung der Hypodermiszellen. Es beweist dies, daß der Zellkomplex nicht ein Ganglion darstellt und das Tasthaar nicht aus Nervenfibrillen besteht, sondern daß es sich hier um eine Sinneszellengruppe handelt, durch deren protoplasmatische Fortsätze das Tasthaar gebildet wird.

Die Regeneration des Chitins und der kleineren Haare erfolgt fast gleichzeitig. Das Chitin wird schichtenweise von der Hypodermis ausgeschieden, während die Haare durch Fortsätze der Epithelzellen entstehen. Cuticularhüllen spielen auch hier eine Rolle.

An dieser Stelle möchte ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Korschelt für die freundliche Unterstützung und das stets rege Interesse, welches er meiner Arbeit entgegengebracht hat, meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

Auch Herrn Dr. Meisenheimer und Herrn Dr. Tönniges danke ich vielmals für die guten Ratschläge, die sie mir während der Anfertigung meiner Arbeit haben zuteil werden lassen.

Literaturverzeichnis.

1) Abel, M. 1902. Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei den limicolen Oligochäten. Inaugural-Dissertation. Marburg.

2) Barfurth. 1899. Regeneration und Involution. Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. Bd. V—XII.

3) Bordage. 1898. Sur la régénération chez les Phasmides. Ann. Soc. Ent. France.

4) Claus, C. 1888. Über das Verhalten des nervösen Endapparates an den Sinneshaaren der Crustaceen. Zool. Anz. Nr. 375.

5) Child and Young. 1903. Regeneration of the Appendages in Nymphs of the Agrionidae. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XV.

6) Crampton. 1896. Experimental Studies on Gastropod Development. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. III.

7) Dohrn, R. 1905. Über Sinnesorgane der Tiefseedekapoden. Zool. Anz. 1905.

8) Godelmann. 1901. Beiträge zur Kenntnis von Bacillus Rossii. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XII.

9) Herbst, C. 1901. Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. IX.

10) Hübner, O. 1902. Neue Versuche aus dem Gebiete der Regeneration und ihre Beziehungen zu Anpassungserscheinungen. Zool. Jahrb. Bd. XV. Syst. Abt.

11) Korschelt, E. 1887. Zur Bildung der Eihüllen, der Mikropylen u. Chorionanhänge bei den Insekten. Nova acta. Bd. LI.
12) —— 1897. Über das Regenerationsvermögen der Regenwürmer. Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaften zu Marburg. 10. Aug. 1897.
13) Kotte, E. 1902. Beiträge zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des peripheren Nervensystems der Tiefseedekapoden. Inaugural-Dissert. Leipzig.
14) Leydig, Fr. 1860. Über die Geruchs- und Gehörorgane der Krebse u. Insekten. Müllers Archiv.
15) Loeb, J. 1895. Bemerkungen über Regeneration. Archiv f. Entw.-Mech. II. Bd. 1895.
16) Meisenheimer, J. 1902. Entwicklungsgeschichte der Pantopoden. Zeitschrift f. wiss. Zool. LXX.
17) Morgan. 1900. Further experiments upon the Regeneration of the Appendages of the Hermit-Crab. Anat. Anz. Bd. XVII.
18) Nussbaum. 1905. Vergleichende Regenerationsstudien. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. LXXIX.
19) Przibram. 1896. Regeneration bei den niederen Crustaceen. Zool. Anz. Bd. XIX.
20) —— 1902. Experimentelle Studien über Regeneration. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XIII.
21) vom Rath, O. 1886. Die Sinnesorgane der Antenne und der Unterlippe der Chilognathen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XXVII.
22) —— 1888. Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLVI.
23) —— 1891. Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen. Zoolog. Anz. XIV.
24) Reed, Margaret A. 1904. The Regeneration of the first Leg of the Crayfish. Archiv f. Entw.-Mech. d. Organismen. Bd. XVIII.
25) Semper. 1857. Über die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VIII.
26) Schultz, E. 1898. Über die Regeneration von Spinnenfüßen. Trav. Soc. Imp. Natural. St. Petersburg.
27) —— 1901. Über die Regeneration bei Polycladen. Zool. Anz. Bd. XXIV.
28) Tornier. 1901. Bein- und Fühlerregeneration bei Käfern. Zool. Anz. Bd. XXIV.
29) v. Wagner, Fr. 1905. Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei Lumbriculus variegatus. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. Bd. XXII.
30) Weismann, A. 1899. Tatsachen und Auslegungen in bezug auf Regeneration. Anat. Anz. Bd. XV.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung.

ach altes Chitin,
b Borste,
ch Chitin,
dr.a Drüsenanlage,
dz Drüsenzelle,
e Epithel,
ektw Ectodermwucherung,
f Muskelfaser und Faser des Tasthaares,
g Gelenk,
gpf Gerinnungspfropf,
gr Grube,

h	Hypodermis,
h.k	Hypodermiskern,
kl.z	kleine Zellen,
m	Muskel,
m.k	Muskelkern,
n	Nerv,
n.ch	neues Chitin,
n.f	Nervenfaser,
nzk	Nervenzellkern,
p	Pigment,
pk	Pigmentkern,
p.t	protoplasmatischer Teil,
s	Sehne,
szgr	Sinneszellengruppe,
t	Tasche,
t_{II}	Tasthaar,
u.k	umgewandelter Kern der Muskelzelle,
zf	Zellfortsatz.

Tafel X.

Fig. 1 zeigt einen Längsschnitt durch ein 2 Stunden altes Stadium. Der erste provisorische Wundverschluß ist eben durch Blutgerinnsel und Zellreste gebildet. Vergr. 1 : 85.

Fig. 2. Der provisorische Wundverschluß ist durch Reste von Hypodermis, Muskel, Nerven und Drüsenzellen noch verstärkt. Vergr. 1 : 85.

Fig. 3. Die Regeneration beginnt durch Hinüberwachsen neuer Hypodermiszellen über die Schnittfläche. Vergr. 1 : 85.

Fig. 4 zeigt die erste Anordnung der Hypodermiszellen zum neuen Epithel. Vergr. 1 : 85.

Fig. 5. Stellt die Bildung der neuen Cuticula dar. Vergr. 1 : 85.

Fig. 6 u. 7 zeigen die Anlage der Spitze des neugebildeten Gliedes. Vergr. 1 : 85.

Fig. 8. Eine leichte Einschnürung deutet auf die Bildung des späteren Gelenkes zwischen erstem und zweitem Gliede hin. Vergr. 1 : 85.

Fig. 9 u. 10 lassen die Anlage des Gelenkes deutlich erkennen. Vergr. 1 : 85.

Fig. 11 u. 12 zeigen die neugebildeten Glieder in gekrümmtem Zustande in der alten Chitinhülle liegend. Vergr. 1 : 85.

Fig. 13 zeigt die vollendete Antenne, wie sie nach der Häutung zutage tritt. Vergr. 1 : 85.

Tafel XI.

Fig. 14. Die Ectodermwucherungen lassen nach innen die Umwandlung zu Muskelzellen erkennen. Vergr. 1 : 160.

Fig. 16 u. 17 lassen das Auftreten einer feinen Faserung auf dem protoplasmatischen Teile der Ectodermwucherung erkennen. Vergr. 1 : 160.

Fig. 18 u. 19 zeigen die fortschreitende Ausbildung zum normalen Muskelstrang. Vergr. 1 : 160.

Fig. 20 stellt den fertigen Muskel dar. Vergr. 1 : 160.

Fig. 21—23 zeigen das Hervorwachsen junger Nervenfasern aus dem alten Stumpf. Vergr. 1 : 85.

Fig. 24 u. 25. Der neugebildete Nerv ist an die unter dem Tasthaar liegende Sinnenzellengruppe herangetreten. Vergr. 1 : 85.

Fig. 26 u. 27 zeigt eine Einsenkung der Hypodermis, die zur Sinneszellengruppe sich entwickelt. Vergr. 1 : 160.

Fig. 28. Die Einsenkung hat sich vertieft und in der Mitte ist ein Spalt freigeblieben. Vergr. 1 : 160.

Fig. 29. In dem vorher erwähnten Spalt zeigt sich die erste feingefaserte Anlage des Tasthaares. Vergr. 1 : 160.

Fig. 30. An der inneren Seite der Hypodermis liegt die Pigmentschicht mit ihren Kernen. Vergr. 1 : 85.

Tafel XII.

Fig. 31 u. 32 zeigen die Weiterentwicklung des Tasthaares. Vergr. 1 : 160.

Fig. 33. Das Tasthaar ist vollständig entwickelt. Vergr. 1 : 85.

Fig. 34 zeigt die erste Anlage des neuen Chitins in Gestalt eines zarten Häutchens. Vergr. 1 : 160.

Fig. 35 u. 36 stellen Fortsätze der Hypodermiszellen dar, die sich später zu Haaren umwandeln. Vergr 1 : 160.

Fig. 37 u. 38 zeigen die den Haaren schon ähnlichen Fortsätze der Hypodermiszellen. Vergr. 1 : 160.

Fig. 39 stellt das fertige Haar dar. Vergr. 1 : 160.

Fig. 40 u. 41 zeigen aus dem Ectoderm austretende Wucherungen der Drüsenanlage. Vergr. 1 : 85.

Fig. 42. Von der Ectodermwucherung hat sich ein Zellkomplex abgeschnürt. Vergr. 1 : 85.

Fig. 43 u. 44 zeigen die schon regelmäßiger angeordneten Zellkomplexe der Drüsenanlage. Vergr. 1 : 85.

Fig. 45 zeigt die Differenzierung der erwähnten Zellkomplexe zu Drüsenzellen. Vergr. 1 : 85.

Fig. 46 u. 47. Die Zellkomplexe nehmen eine radiale Anordnung um ein centrales Lumen an. Vergr. 1 : 85.

Fig. 48 und 49. Die einzelnen Zellkomplexe strecken sich in die Länge und verschmelzen zur normalen Drüse. Vergr. 1 : 85.

Recherches expérimentales sur l'œuf non segmenté de Rana fusca.

Par

A. Brachet,

Professeur à l'Université de Bruxelles.

(Travail de l'Institut d'Anatomie — Fondation R. Warocqué.)

Eingegangen am 6. Juni 1906.

Dans un travail antérieur[1]), j'ai montré expérimentalement que le plan de symétrie bilatérale de l'œuf fécondé de *Rana fusca* devenait dans tous les cas, quelle que soit l'orientation du premier plan de segmentation, le plan de symétrie bilatérale de la gastrula, de l'embryon et de l'animal adulte.

Il résultait donc de ces recherches, que la destinée des deux blastomères issus de la première segmentation de l'œuf, est déterminée par la structure et la constitution plasmatique de l'œuf fécondé; chacun d'eux donnera naissance à la moitié droite ou à la moitié gauche, à la tête et au tronc de l'embryon ou à son extrémité caudale ou encore à tous les intermédiaires, selon l'orientation qu'aura prise le premier plan de division par rapport au plan de symétrie de l'œuf fécondé, et par conséquent selon la qualité et la quantité des substances formatives de l'œuf qui lui auront été réparties.

La localisation germinale, pour employer l'expression de Edm. B. Wilson, est donc définitive dès que la segmentation commence, et celle-ci ne peut la modifier; les premières phases du développement de l'œuf de grenouille constituent, comme Roux l'a dit depuis longtemps, un travail de mosaïque, mais la nature de ce travail est déterminée par la constitution plasmatique de l'œuf, et non par l'orientation des divisions nucléaires ou cellulaires.

---

[1]) A. Brachet, Recherches expérimentales sur l'œuf de *Rana fusca*. Arch. de biologie. T. XXI. 1904.

J'ai exposé, dans mon travail cité plus haut, l'état de la question au moment où j'ai entrepris mes recherches, et j'ai fait ressortir, par la comparaison de mes résultats avec ceux des autres auteurs, les conclusions que l'on était en droit d'en tirer. Je n'y reviendrai pas dans cet article et je me contenterai de constater qu'ils s'harmonisent très bien avec ceux obtenus dans la suite, sur un objet identique par Morgan[1]), sur l'œuf des Ascidies par Ed. G. Conklin[2]), et sur la potentialité des blastomères du *Dentalium* et de *Patella* par Edm. B. Wilson[3]). Cette démonstration de l'importance capitale de la répartition spécifique des matériaux dans l'œuf segmenté ou commençant à se segmenter étant faite, il devenait très intéressant de rechercher, sur le même matériel, à quel moment elle s'établissait et sous quelles influences elle le faisait.

On sait depuis longtemps que l'œuf fécondé de *Rana fusca* présente, deux heures environ après l'imprégnation par le sperme, une symétrie bilatérale évidente, qui fait défaut dans l'œuf non fécondé. Mais on est loin d'être d'accord sur la cause immédiate qui produit cette symétrie, qui répartit donc les matériaux ovulaires d'une façon typique, déterminante de toute l'ontogénèse, comme je l'ai montré plus haut.

Une longue discussion s'est élevée à ce sujet dans les dernières années entre Roux, Moszkowski, Morgan, Kathariner; je l'ai retracée dans ses grandes lignes en 1904, et j'ai donné alors les raisons qui m'ont fait admettre, avec Roux, que cette répartition est un acte de fécondation, c'est-à-dire qu'elle est due à l'action du spermatozoïde; seulement, pour que cette action soit possible, il faut que l'influence de la pesanteur puisse librement s'exercer.

D'ailleurs, contre l'action exclusive de la pesanteur, que Moszkowski reconnaît seule, plaide la comparaison de l'œuf de *R. fusca* avec d'autres œufs, notamment ceux des Mollusques, des Nemertiens, des Echinodermes et même des Ctenophores, où une localisation germinale s'établit aussi, mais est nettement liée à la mâturation et à la fécondation de l'œuf.

---

[1]) Th. H. Morgan, The relations between normal and abnormal development of the embryo of the frog. (III.) As determined by some abnormal forms of development. Arch. f. Entw.-Mech. XVIII. 1904. (IV.) As determined by incomplete injury of the first formed blastomeres of the frog's egg. Ibid. XIX. 1905.

[2]) Edwin G. Conklin, Mosaic development in Ascidian eggs. The Journal of experim. Zoology. II. 1905.

[3]) Edmund B. Wilson, Experimental studies in germinal localization. I et II. The Journal of experim. Zoology. I. 1904.

Chez *Dentalium*, notamment, Ed. B. Wilson a montré que la localisation germinale est très précoce, débute alors que l'œuf est encore à l'ovaire, et que la pesanteur n'y est pour rien. Je reviendrai là-dessus dans mes conclusions, car les expériences qui font l'objet de ce travail ont eu pour but de serrer de plus près la cause de la symétrie bilatérale de l'œuf fécondé de grenouille, et de préciser le moment exact où la localisation germinale est définitivement établie.

Le croissant gris qui occupe la moitié crâniale de l'œuf fécondé, à la limite entre la calotte pigmentée et la zone blanche, et que coupe en deux le plan de symétrie bilatérale de l'œuf, apparaît deux heures environ après l'imprégnation par le sperme. Lorsqu'il est devenu bien net, non seulement la copulation des pronuclei est effectuée, mais la première figure de division nucléaire est apparue. L'œuf est dès ce moment, en train de se segmenter en deux, et la destruction d'une de ses moitiés, si elle était expérimentalement possible, donnerait sans doute les mêmes résultats que la mort d'un des deux premiers blastomères. En tous cas, la localisation germinale y est faite, comme semblent déjà l'établir des expériences anciennes de Roux[1]), et d'autres plus récentes, mais décrites d'une façon très imprécise, de Moszkowski[2]).

Il m'a paru toutefois important de pousser plus loin l'analyse des faits, de rechercher méthodiquement l'instant précis où la destruction d'une partie de l'œuf amène une lésion déterminée de l'embryon, et de démontrer, par le fait-même, qu'il existe réellement un moment, avant l'apparition du croissant gris où l'expérience ne décèle aucune trace de localisation germinale.

J'ai employé la même technique que dans mes recherches antérieures, c'est-à-dire que j'ai piqué les œufs avec une fine aiguille légèrement chauffée.

Comme il fallait éviter de détruire les pronuclei ou le premier noyau de segmentation, éviter aussi leur expulsion de l'œuf avec l'extraovat, j'ai toujours enfoncé l'aiguille dans l'hémisphère inférieur, autant que possible au niveau de la zône marginale future. Ce sont, on le sait, les lésions faites en cet endroit, qui doivent produire les anomalies les plus caractéristiques.

J'ai fait ainsi, dans le milieu du mois de mars de cette année,

---

[1]) W. Roux, Zur Orientierung über einige Probleme der embryonalen Entwicklung. Ges. Abhandl. II. Nr. 18. 1885.

[2]) M. Moszkowski, Zur Analysis der Schwerkraftwirkung auf die Entwicklung des Froscheies. Arch. f. mikrosk. Anat. 61. 1902.

8 séries d'expériences, portant sur 8 pontes de grenouille. Dans chaque série, je piquais un certain nombre d'œufs immédiatement avant l'imprégnation par le sperme, puis d'autres 15 minutes, 30 minutes, 45 minutes, 1 heure, 1 h. 15 minutes, 1 h. 30 minutes et 2 heures après l'imprégnation.

Les œufs non opérés des 8 pontes, laissés comme témoins, se sont développés tout à fait normalement.

Les résultats sont évidemment moins nets que lorsque l'on détruit l'un des deux premiers blastomères. Il est pratiquement impossible de piquer tous les œufs au même endroit et avec le même dégré d'intensité. L'extraovat qui se forme toujours peut être plus ou moins volumineux, peut entraîner l'un des deux pronuclei. Aussi, la mortalité des œufs opérés est-elle très grande, surtout à certains stades, comme nous le verrons dans un instant.

Exposé des faits.

Les œufs retirés du corps de la mère, avec de grandes précautions, sur la pointe d'un scalpel, déposés, le pole blanc en bas, sur une lame de verre, et légèrement piqués avant l'imprégnation par le sperme, ne m'ont fourni aucun embryon. J'en ai cependant opéré plus de 200. Tous sont morts, la plupart sans présenter trace de segmentation. Roux[1]), qu'a fait la même expérience, est arrivé à des résultats semblables. Un certain nombre sont morts après avoir montré 2, 3, ou 4 sillons superficiels, irréguliers et atypiques. Quelques-uns ont subi les 3 premières segmentations d'une façon assez normale, mais n'ont pas été plus loin. Un seul m'a donné une belle morula, malgré l'existence d'un extraovat assez volumineux; mais le développement s'est arrêté là, et l'œuf s'est rapidement nécrosé.

J'ai modifié de toutes façons l'intensité et l'orientation de la piqûre; j'ai piqué très légèrement, sans même chauffer l'aiguille, et toujours avec les mêmes résultats.

Cependant, ces œufs sont susceptibles d'être fécondés, puisque un certain nombre d'entre eux ont commencé à se segmenter, parfois selon un rythme tout à fait normal, mais ils sont incapables de donner une gastrula ou un embryon.

Ils serait très hazardeux de donner une explication de ce fait, que je ne fais que constater, et qui me permet seulement de dire

---

1) W. Roux, Gesammelte Abhandlungen. II. Nr. 18. 1885.

que l'œuf vierge est beaucoup plus sensible que l'œuf fécondé. En effet, des œufs provenant des mêmes pontes, et piqués plus fortement avec l'aiguille chauffée, 15 minutes après l'imprégnation par le liquide spermatique, tout en donnant encore une mortalité assez grande, m'ont fourni de nombreuses gastrulas et de nombreux embryons parfaitement normaux.

Il est certain que l'œuf non fécondé, dont la gangue gélatineuse n'est pas encore gonflée par l'eau, se trouve dans des conditions physiques différentes de celles où se trouve l'œuf qui a déjà été humecté par du liquide spermatique. L'on conçoit que le résultat de la piqûre soit plus brutal, et que l'œuf soit plus facilement tué.

Néanmoins, puisqu'ils ne le sont pas tous, puisque certains sont susceptibles d'être fécondés et même de commencer à se segmenter, il me paraît probable qu'il existe un autre facteur que les conditions physiques, siégeant sans doute dans la solidité moins grande du protoplasme ovulaire avant la fécondation.

D'ailleurs, on se rend très bien compte, lorsque l'on pratique la piqûre, que l'œuf vierge est plus mou, moins turgescent que l'œuf fécondé.

Les œufs piqués 15, 30 et 45 minutes après l'imprégnation par le liquide spermatique peuvent être réunis dans une même description, parce que les résultats qu'ils fournissent sont identiques.

La plupart d'entre eux se segmentent très régulièrement; un très petit nombre seulement meurent avant d'avoir commencé à se diviser; ils n'ont sans doute pas été fécondés réellement. Dans la suite, il en est qui meurent à des stades divers de la segmentation et de la blastulation. Cette mortalité n'a rien d'étonnant et se produit dans toutes les expériences de ce genre; la cause en revient, pour une grande part, à l'infection.

Mais tous les œufs qui ont pu se développer suffisamment pour dépasser le stade blastula, ont donné des gastrulas tout à fait normales, sans trace de lésion, et qui toutes, sauf quelques-unes qui ont été fixées à ce stade, m'ont fourni les jours suivants des embryons tout à fait normaux, bien développés, ne montrant aucune trace ni de lésion destructive, ni même d'une asymétrie qu'aurait pu causer une irrégularité ou un arrêt de développement dans l'une ou l'autre de leurs parties.

Donc, jusqu'à 45 minutes après l'imprégnation par le liquide spermatique, la piqûre avec l'aiguille chauffée n'altère en rien le développement. Les œufs de *Rana fusca*,

jusqu'à ce moment, jouissent d'un pouvoir régulateur parfait[1]).

Sur tous ces œufs, il se forme, immédiatement après la piqûre, un extraovat plus ou moins volumineux, qui, comme Roux l'a dit depuis longtemps, augmente encore un peu dans les heures qui suivent. Cet extraovat, engagé en partie dans la gangue gélatineuse, est souvent réuni par un mince pédicule à une petite tache grisâtre, nécrosée, siégeant à la surface de l'œuf, au point de pénétration de l'aiguille. Mais cette petite croûte de substance nécrosée se détache dans la suite; l'œuf l'élimine par une véritable cicatrisation, de sorte que lorsque l'on isole l'embryon de ses enveloppes, elle tombe, et dans la plupart des cas, on ne voit même plus la trace de la piqûre.

Mais dès 1 heure après la fécondation[2]), les résultats de la piqûre ne sont plus toujours ceux que je viens de décrire. Certains œufs montrent des altérations notables.

Parmi les œufs piqués 1 heure après l'imprégnation par le sperme, outre un grand nombre d'œufs qui meurent à des stades divers de la segmentation, outre une notable quantité d'embryons absolument normaux, on en trouve un certain nombre qui ont été affectés par l'opération d'une façon tout à fait caractéristique.

Dans les cas bien nets, que l'on obtient d'ailleurs assez rarement, la cicatrisation de la piqûre se fait très souvent comme dans les cas décrits plus haut; d'autres fois, le point d'entrée de l'aiguille apparaît comme un petit point, une petite dépression nettement circonscrite. En revanche, ces mêmes embryons montrent, ou bien une asymétrie extrêmement nette, ou bien un arrêt plus ou moins complet de développement de l'une ou l'autre partie du dos. Si ces anomalies apparaissent dans le dos de l'embryon (système nerveux central) et se caractérisent nettement à l'examen extérieur, cela ré-

---

[1]) Je fais volontairement abstraction, dans cette description, des nombreux spina bifida que j'ai obtenus dans toutes mes séries d'expériences. Ils n'ont en effet aucune valeur au point de vue où je me place ici. L'étude attentive de tous mes œufs m'a démontré, que ces spina bifida sont dus à l'action mécanique de l'extraovat, qui placé entre les lèvres du blastopore, les a empêchées de se fermer. C'est même là un procédé excellent pour produire, pour ainsi dire à volonté, toutes les formes de spina bifida. J'y reviendrai peut-être à une autre occasion.

[2]) Il est clair que dans des cas comme celui-ci, quand j'emploie le mot fécondation, j'entends par là le moment où les œufs ont été placés dans l'eau légèrement salée contenant les spermatozoïdes, c'est-à-dire le moment de l'imprégnation par le sperme.

sulte d'après tout ce que l'on sait de l'ontogénèse des Amphibiens, de l'endroit où les piqûres ont été faites. Je n'ai plus à insister sur ce point.

Dans un cas particulièrement bien réussi et que l'on peut considérer comme typique, l'extrémité antérieure de l'ébauche cérébrale, toute la moitié droite du reste, et tout le bourrelet médullaire droit, très saillants, sont absolument normaux (l'embryon a été fixé 55 heures après la fécondation, donc 54 heures après la piqûre). Mais toute la partie postérieure gauche de l'ébauche cérébrale, et tout le repli médullaire gauche ne sont qu'à peine indiqués.

L'aspect de cet embryon est très semblable à ceux que Roux a décrits comme des hémiembryons latéraux postgénérés, semblable aussi à ceux que l'on obtient parfois par piqûre insuffisante d'un des deux premiers blastomères, et que j'ai décrits dans mon travail de 1904 (Pl. IV, Fig. 7).

Il y a donc eu, dans cet œuf, un retard considérable dans le développement de la moitié gauche, et dans cette moitié on voit encore, à l'union de la tête et du tronc, la trace du point d'entrée de l'aiguille, apparaissant comme une petite fossette, à peine visible à la loupe.

L'asymétrie n'est pas toujours aussi prononcée; ainsi, dans un autre cas, elle siégeait dans la moitié gauche de l'ébauche cérébrale, tandis que les deux bourrelets médullaires étaient parfaitement symétriques.

L'interprétation des résultats obtenus jusqu'ici est aisée. Jusqu'à une heure après l'imprégnation par le sperme, l'œuf de *Rana fusca* est susceptible d'une régulation parfaite. La piqûre avec l'aiguille chauffée d'une portion déterminée, qui forme normalement une région importante du dos de l'embryon (organes axiaux: système nerveux central, corde dorsale), n'altère pas le développement normal. Les matériaux formateurs ne sont pas encore répartis d'une façon déterminée et fixe.

Une partie de l'œuf peut en être éliminée ou être détruite; l'œuf expulse la substance nécrosée, l'équilibre se rétablit complètement, la symétrie bilatérale, matérielle et dynamique se reconstitue, et le développement se poursuit normalement. Le pouvoir régulateur de l'œuf est donc parfait jusqu'à ce moment.

Au contraire, dès une heure après l'imprégnation par le sperme, ce pouvoir est diminué, du moins dans un certain nombre de cas. L'œuf se développe encore, mais d'une façon asymétrique, parce que

les matériaux détruits par nécrose ou expulsés par l'extraovat ne sont pas intégralement remplacés. L'équilibre ne se rétablit pas complètement, ou en tous cas, il se rétablit plus difficilement. En d'autres termes, l'indépendance fonctionnelle des différentes parties de l'œuf se manifeste déjà nettement dans les expériences bien réussies.

Or, à ce moment, c'est-à-dire 1 heure environ après l'imprégnation par le sperme, le spermatozoïde a traversé la gangue gélatineuse et commence à pénétrer dans l'œuf. Ce fait a été démontré par O. Hertwig[1]) il y a déjà longtemps, et je puis en confirmer l'exactitude. Sur des coupes verticales d'œufs fixés à ce moment, une courte traînée pigmentaire au bout de laquelle se trouve le noyau spermatique, part de la surface de l'œuf en se dirigeant radiairement vers le centre. C'est le début de la traînée spermatique de Van Bambeke qui va, dans les stades ultérieurs, s'allonger et prendre un développement considérable.

J'attire dès maintenant l'attention sur cette coïncidence remarquable, mais j'y reviendrai plus loin.

Les résultats des piqûres faites 1 h. 15 m., 1 h. 30 m., et 2 heures après l'imprégnation par le sperme montrent que la localisation germinale dout nous venons de constater le prélude, se fixe définitivement.

Outre les déchets par mortalité et les développements normaux que l'on a toujours dans ces sortes d'expériences et qui sont dus surtout à la localisation de la piqûre, outre encore des résultats identiques à ceux fournis par les œufs piqués 1 heure après la fécondation, on constate encore, dans un bon nombre de cas, ou bien un arrêt de développement presque complet de toute une partie de l'œuf, ou bien même l'absence d'une portion localisée du corps de l'embryon.

Dans les cas bien réussis, on trouve, même lorsqu'on laisse les embryons se développer longtemps avant de les fixer, soit une partie du cerveau, soit une partie du tronc, soit la région du canal neurentérique et de l'anus, remplacés par une masse de substance nécrosée.

J'ai obtenu des gastrulas qui sont véritablement partielles, comme j'ai obtenu des formes qui sont presque des hémiembryons. Les résultats sont, en somme, ceux que Morgan[2]) a récemment obtenus soit

---

[1]) O. Hertwig, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morpholog. Jahrb. III. 1877.

[2]) Morgan, The relation between normal and abnormal development of the embryo of the frog. (III.) As determined by some abnormal forms of development. Arch. f. Entw.-Mech. XVIII. 1904. (VI.) As determined by incomplete injury to one of the first two blastomeres. Ibid. XIX. 1905.

en détruisant incomplètement l'un des deux premiers blastomères, soit en piquant l'œuf au moment où le premier sillon fait sa toute première apparition.

Dans certains cas, enfin, j'ai obtenu des embryons très anormaux, qui, bien qu'ayant subi un développement assez long, ne sont pas analysables, mais qui démontrent quand même combien, à partir de ce moment, les œufs sont sensibles aux lésions destructives.

Les différences entre les résultats que je viens de signaler et ceux obtenus jusqu'à 45 minutes après l'imprégnation par le sperme sont donc très nettes, et montrent une progression rapide et une fixation de plus en plus définitive de la localisation germinale.

Or, il résulte des constatations de Roux [1]), que 1 h. 40 m. après l'imprégnation par le sperme, la traînée pigmentaire spermatique mesure 0 mm. 292 à 0 mm. 325, c'est-à-dire qu'elle a atteint ses plus grandes dimensions.

A ce même moment, de 1 h. 30 m. à 2 heures après l'imprégnation spermatique, le croissant gris qui caractérise la symétrie bilatérale de l'œuf fécondé de *R. fusca* est apparu dans toute sa netteté. Or nous savons qu'il indique que la répartition définitive des matériaux ovulaires, déterminante de toute l'ontogénèse, est établie.

Enfin, il résulte encore des recherches de O. Hertwig, que 2 heures environ après l'imprégnation, la copulation des pronuclei est effectuée, et que la première figure de division ne tardera pas à se montrer.

C'est sans doute à cette dernière particularité qu'est dû ce fait que j'ai constaté dans mes 8 séries d'expériences, que 2 h., 2 h. 15, 2 h. 30 après l'imprégnation spermatique, la piqûre, même légère et faite en dessous de l'équateur, amène une mortalité énorme des œufs en expérience. Je note en passant que Conklin [2]), chez les Ascidies, a constaté aussi que l'œuf fécondé, mais non segmenté, est devenu incapable de se diviser lorsqu'il a été lésé.

Plus tard, un peu avant que la division cellulaire, c'est-à-dire la séparation des deux blastomères ne commence, les piqûres redeviennent possibles, comme le montrent les expériences de Roux [3]) et de Moszkowski [4]).

---

[1]) W. Roux, Die Bestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Copulationsrichtung des Eikerns und des Spermakerns. Ges. Abhandl. II. Nr. 21. 1887.

[2]) Edw. G. Conklin, loc. cit.

[3]) W. Roux, Gesammelte Abhandlungen. II. Nr. 18. 1885.

[4]) M. Moszkowski, loc. cit.

Elles donnent de nouveau des résultats positifs, quant à la répartition spécifique des matériaux dans l'œuf.

Conclusions.

Il ressort clairement des expériences dont je viens d'exposer les résultats, que l'œuf mûr de *Rana fusca*, jusque un peu moins d'une heure après l'imprégnation par le sperme est doué d'un pouvoir régulateur parfait.

L'expulsion sous forme d'extraovat d'une partie de son contenu, la destruction d'une autre, ne troublent pas le développement, n'empêchent pas la formation d'embryons absolument normaux.

La blessure se cicatrise, la partie vivante expulse en quelque sorte ce qui a été détruit et l'évolution se fait sans anomalies appréciables.

Les substances formatives contenues dans l'œuf n'y sont donc pas encore réparties d'une manière fixe et définitive; l'œuf est encore parfaitement plastique, et capable de rétablir l'équilibre d'organisation nécessaire au développement normal. Mais déjà une heure après la fécondation, dès le moment où le spermatozoïde pénètre à l'intérieur de l'œuf et avant que la copulation des deux pronuclei ne soit effectuée, les résultats des piqûres deviennent différents.

Certains œufs, nombreux même, sont encore capables de régulation; dans toutes mes expériences la cicatrisation de la piqûre a été complète ou peu s'en faut, et même l'élimination de la substance nécrosée se produit encore. Mais malgré cela, souvent le développement n'est plus normal, et l'anomalie se caractérise par une asymétrie plus ou moins prononcée, et aussi plus ou moins localisée de l'embryon.

La partie de l'œuf atteinte par la piqûre paraît plus pauvre que le reste en matériaux formateurs et par suite elle reste en retard dans son développement. L'équilibre morphologique ne se rétablit donc plus totalement comme il le faisait antérieurement.

Or il est à remarquer qu'à ce moment, le croissant gris n'est pas encore apparu. La seule marque extérieure de la fécondation est que la formation d'un peu de liquide périvitellin permet à l'œuf de se mouvoir dans ses enveloppes et de se placer dans le sens où le sollicite l'action de la pesanteur.

D'après Roux[1]) cet indice de la fécondation effectuée apparaît

[1]) W. Roux, Über die Ursachen der Bestimmung der Hauptrichtungen des Embryo im Froschei. Anat. Anz. XXIII. 1903.

déjà 25 minutes environ après l'imprégnation par le sperme; je puis confirmer cette observation. Or, comme pendant un temps égal encore, jusque 45 à 50 minutes après l'imprégnation, l'œuf reste doué d'un pouvoir régulateur complet, ne montre aucune trace de la répartition définitive des matériaux qui se produira un peu plus tard, je vois dans ce fait un argument décisif contre la théorie de Moszkowski qui attribue à la pesanteur seule la détermination du plan de symétrie bilateriale de l'œuf fécondé.

En effet, Moszkowski[1]) en réponse aux observations de Roux, de Morgan et de Kathariner, qui s'étaient efforcés par des moyens divers, de soustraire l'œuf à l'action de la pesanteur et avaient constaté que malgré tout il se formait des embryons normaux, a objecté que les œufs avaient quand même été soumis, ne fut-ce que quelques minutes, à l'influence anormale de la pesanteur, et que cela suffisait.

Or, dans mes expériences, des œufs imprégnés par le sperme et séjournant dans l'eau depuis 45 minutes, mobiles dans leurs enveloppes depuis 20 minutes déjà, mais qui pendant ces 45 minutes ont été soumis à l'action de la pesanteur, sont encore capables d'une régulation parfaite, ce qui prouve que la répartition définitive des matériaux n'est pas encore faite. Cela seul démontre que l'opinion de Moszkowski est insoutenable, ou en tous cas qu'elle est trop exclusive.

Toutes les observations que j'ai décrites dans les pages qui précédent, tendent au contraire à démontrer que le facteur essentiel qui produit la localisation germinale définitive dans l'œuf de *Rana fusca*, est la fécondation.

C'est en effet, précisément au moment où l'œuf commence à réagir vis-à-vis de l'action du spermatozoïde, au moment où ce dernier s'enfonce dans l'intérieur de l'œuf en laissant derrière lui une traînée pigmentaire, que l'on voit le pouvoir régulateur de l'œuf devenir incomplet, pour disparaître totalement quelques minutes après.

En effet, 1^h 15, 1^h 30, 2^h après l'imprégnation par le sperme, les expériences de piqûre bien réussies montrent que l'œuf est devenu incapable d'expulser la substance détruite, nécrosée, c'est-à-dire de cicatriser la blessure qu'on lui a faite. La partie du corps de l'embryon, correspondant à la partie de l'œuf détruite par l'aiguille chauffée est remplacée par une plaque de substance morte très reconnaissable à son aspect.

[1]) M. Moszkowski, Verhandlungen d. Anat. Gesellschaft. Heidelberg 1903.

Le résultat est donc, toutes proportions gardées, le même que celui qu'on obtient par la piqûre de l'un des deux premiers blastomères.

Et c'est précisément au moment où la trainée pigmentaire spermatique a atteint tout au développement, au moment où la copulation des pronuclei va s'effectuer que la localisation germinale se montre complète et définitive.

Tout nous oblige donc à admettre que, dans l'œuf de *Rana fusca*, la fécondation joue un rôle essentiel dans l'établissement des localisations germinales.

Dans un domaine comme celui-ci, toute généralisation serait prématurée. On peut cependant, par comparaison, déduire quelques considérations intéressantes.

H. Driesch[1]) dans son dernier article des Ergebnisse, en précisant l'état actuel de la question des localisations germinales, dit avec raison, qu'elle constitue tout un chapître nouveau de l'embryologie; l'ontogénèse proprement dite ne débute pas avec la segmentation de l'œuf, mais elle commence beaucoup plus tôt, au moment où débute la répartition spécifique des matériaux formateurs.

Et il est de fait que cette répartition est, au point de vue de la marche générale du développement, plus importante que la segmentation, car non seulement elle préexiste à cette dernière, mais elle ne peut pas être modifiée par elle. La segmentation, dans l'œuf de *Rana fusca* en tous cas, peut être quelconque, elle peut se faire n'importe comment, le résultat du développement des blastomères est toujours déterminé strictement par la symétrie bilatérale de l'œuf fécondé et non segmenté.

Il devient donc de la plus haute importance de rechercher, sur le plus grand nombre d'objets possible, à quel moment et sous quelles influences cette répartition spécifique s'établit.

Edm. B. Wilson[2]) dans ses beaux travaux a déjà développé cette question; j'en ai parlé moi-même dans mes premières recherches expérimentales sur *Rana fusca*[3]), et pour ne pas tomber dans des

---

1) H. Driesch, Die Entwicklungsphysiologie von 1902—1905. Ergebn. der Anat. u. Entwickl. XIV. 1905.

2) Edm. B. Wilson, Experiments on cleavage and localization in the Nemertine Egg. Arch. f. Entw.-Mech. XVI. 1903. Id., Experimental Studies on germinal localization. I. The germ-regions in the egg of *Dentalium*. The Journal of experim. Zoology. I. 1904.

3) A. Brachet, loc. cit. 1904.

redites, je ne m'occuperai ici que du rôle que l'on peut attribuer au spermatozoïde dans les modifications que la constitution plasmatique de l'œuf subit avant de se segmenter, ou pendant qu'il se segmente.

De nombreuses observations descriptives (Boveri chez *Strongylocentrotus* etc.) ou expérimentales (notamment Edm. B. Wilson, Yatsu, Zeleny) ont démontré que l'établissement des localisations germinales coïncide avec l'expulsion des globules polaires et avec la fécondation.

Il est clair que dans une question comme celle qui nous occupe, l'étude purement descriptive, peut nous fournir des indications précieuses, peut permettre des conclusions d'une grande probabilité, mais que l'expérimentation seule peut donner des résultats d'une valeur démonstrative complète.

Ainsi, en ce qui concerne l'œuf de grenouille, la constatation de l'apparition, $1^h \, ^1/_2$ à 2^h après l'imprégnation par le sperme, d'une symétrie bilatérale visible extérieurement, et de la persistance de cette symétrie à tous les stades du développement, rendait vraisemblable l'idée qu'avant qu'elle n'apparaisse l'œuf est isotrope et que son caractère d'œuf à mosaïque n'apparaît qu'avec elle. Mais il appartenait à l'expérience seule de montrer qu'il en est bien ainsi.

A ce point de vue, l'œuf des Némertiens a été bien étudié et a fourni, dans les mains de Edm. B. Wilson[1]), de Yatsu[2]) et de Zeleny[3]), des résultats très facilement comparables à ceux dont j'ai rendu compte dans cette note.

Zeleny, chez *Cerebratulus marginatus* a très heureusement complété les expériences que Edm. B. Wilson et Yatsu avaient faites chez *Cerebratulus lacteus*.

Il résulte de toutes ces expériences, qu'avant la fécondation, l'excision d'une partie de l'œuf n'amène aucune modification dans la marche de la segmentation.

Plus tard au fur et à mesure que les globules polaires sont expulsés, que la copulation des noyaux se fait et que la première figure de division s'établit, le type de la segmentation subit des modifications très évidentes.

---

1) Edm. B. Wilson, loc. cit.

2) Yatsu, Experiments on the development of egg fragments in *Cerebratulus*. Biolog. Bulletin. 1904.

3) Zeleny, Experiments on the localization of developmental factors in the Nemertine egg. The Journ. of experim. Zoology. I. 1904.

Toutefois, la localisation définitive, caractérisée par la perte de tout pouvoir régulateur, n'apparaît, chez *Cerebratulus* comme chez beaucoup d'autres formes, que pendant la segmentation. Elle se produit donc progressivement, mais relativement lentement.

Chez les Amphibiens, elle est également progressive, mais s'établit très rapidement et est définitive relativement longtemps avant que la segmentation ne commence. Il en est probablement de même chez les Cténophores.

Les choses paraissent être différentes chez les mollusques, notamment chez le Dentale, d'après Edm. B. Wilson. Cet auteur croit que la localisation germinale doit déjà exister dans l'œuf à l'ovaire; pendant la mâturation et la fécondation il se produit toutefois des changements manifestes dans la structure de l'œuf.

Dans ces conditions, la localisation des matériaux formateurs dans l'œuf ne serait pas un acte de fécondation, mais serait plutôt un des phénomènes de la mâturation, en d'autres termes, ce serait l'œuf lui-même et à lui seul, qui, un peu plus tôt ou un peu plus tard compléterait son évolution par une répartition spécifique de son contenu. C'est ainsi que Edm. B. Wilson et ses élèves et après eux H. Driesch expriment les faits.

Cette manière de voir est à mon avis trop étroite et incomplète.

Mes propres observations, dont je viens de rendre compte, combinées avec celles, antérieures, de Roux, spécialement avec ses expériences de fécondation localisées, démontrent que chez *Rana fusca*, le spermatozoïde intervient, par une action quelconque, mais essentielle, dans la fixation de la symétrie de l'œuf fécondé.

D'ailleurs chez la grenouille, comme probablement chez les Cténophores, comme chez une foule d'autres espèce, l'œuf, quand il se détache de l'ovaire, et avant la fécondation, montre déjà une stratification très nette de ses matériaux constitutifs. O. Schultze[1]) se basant sur la position excentrique de la vésicule germinative et du premier fuseau de division assigne même dès ce moment à l'œuf de grenouille, une symétrie bilatérale.

Que cette symétrie bilatérale soit reélle ou non, nos expériences prouvent qu'elle n'a rien de comparable à celle qui apparaît 2^h après l'imprégnation par le sperme, et qui est caractérisée par le croissant gris. Mais la structure de l'œuf ovarien de grenouille comme de

---

[1]) O. Schultze, Zur ersten Entwicklung des braunen Grasfrosches. Gratulationsschrift für Kölliker. 1887.

celui du Dentale semble montrer que la localisation germinale se prépare avant la fécondation.

Dès lors, l'action réelle du spermatozoïde, au moment où il pénètre dans la substance ovulaire me paraît se dégager nettement.

Il répartit dans l'œuf, suivant un plan déterminé, tous les matériaux qui jusqu'alors vaguement stratifiés ont pris naissance pendant l'ovogénèse. Dès que cette répartition est faite, elle se fixe et ne peut plus se modifier sous aucune influence [1]).

Aussi l'œuf de *Rana fusca*, avant la pénétration du spermatozoïde, bien que contenant sans doute, tous les matériaux formateurs nécessaires au développement de l'embryon, est-il capable de niveler toutes les pertes de substances, de se remettre en équilibre matériel et dynamique après la destruction d'un partie de son contenu. L'action du spermatozoïde peut encore s'exercer totalement.

Mais ce pouvoir régulateur disparaît très rapidement dès que la fécondation est devenu réelle, c'est-à-dire dès que le spermatozoïde ayant traversé les enveloppes de l'œuf, s'enfonce dans son intérieur.

Ce que je viens de dire de l'œuf de grenouille, peut s'appliquer, dans ses grandes ligne, à celui des Némertiens, sur lequel nous possédons des expériences nettes et précises. De plus de nombreuses études descriptives rendent probable la généralisation de cette loi.

A côté des phénomènes nucléaires de la fécondation, dont le rôle, au point de vue des transmission héréditaires est certainement capital, existent des phénomènes dynamiques dont l'importance au point de vue de la marche générale de l'ontogénèse n'est pas moins grande. Ce sont probablement ces phénomènes dynamiques seuls que l'on produit artificiellement dans la parthénogénèse expérimentale.

D'ailleurs, leur existence et leur importance ressortent encore d'une série de faits connus depuis un certain temps déjà, et sur la portée desquels on n'a pas assez insisté.

Edm. B. Wilson, Delage, chez les Echinodermes, les Némertiens et les Mollusques ont constaté que le fragment non nucléé d'un œuf non fécondé, est fécondable et capable de se segmenter, tandis que le spermatozoïde ne pénètre plus ou n'exerce plus d'action sur

---

[1]) Dans certains cas cependant, par ex. chez la grenouille, une ordonnance nouvelle des matériaux, susceptible toutefois d'une explication mécanique relativement simple, peut se produire, mais seulement quand on se place dans des conditions expérimentales toutes spéciales. — Monstres doubles d'O. Schultze, et embryons de T. H. Morgan formés aux dépens d'un seul blastomère.

un fragment non nucléé d'œuf fécondé. Les propriétés du protoplasme de ce fragment sont donc changées.

Je ne veux pas multiplier ces exemples, et je n'en citerai plus que deux se rapportant aux Amphibiens. La trainée pigmentaire de Ch. Van Bambeke, caractéristique du trajet suivi par le spermatozoïde dans l'intérieur de l'œuf est due sans aucun doute à une réaction du cytoplasme ovulaire.

Enfin récemment, Wetzel[1]), travaillant sous la direction d'O. Hertwig, a montré que des œufs non fécondés soumis pendant plusieurs heures à l'action de la force centrifuge donnent ou en tous cas peuvent donner des embryons normaux, tandis que des œufs fécondés, traités de la même façon fournissent régulièrement des spina bifida.

Il serait prématuré de discuter comment cette action dynamique du spermatozoïde se produit. Je me bornerai pour le moment à faire remarquer que le spermatozoïde ne se compose pas seulement d'un élément chromatique, mais que, pénétrant tout entier dans l'œuf, il y amène un spermocentre et d'autres éléments encore que les auteurs designent sous le nom de Chondriomites (Benda) ou d'ergastoplasme (Bouin), et qui jouent dans l'histogénèse des spermatozoïdes un rôle que les recherches des dernières années commencent à mettre en lumière.

L'ergastoplasme semble bien être un protoplasme en état d'intense activité physiologique. Peut-être intervient-il aussi dans les manifestations cytoplasmiques qui accompagnent l'entrée du spermatozoïde dans l'œuf.

Résumé.

La localisation germinale de l'œuf fécondé de grenouille, qui est déterminante de toute l'ontogénèse, et qui est définitivement fixée au moment où la segmentation commence, n'existe pas dans l'œuf qui vient d'être imprégné par le sperme, et a fortiori dans l'œuf vierge.

Jusqu'à 45 minutes au moins après l'imprégnation, les œufs de *Rana fusca* sont doués d'un pouvoir régulateur parfait; les lésions produites expérimentalement n'altèrent en rien le développement normal.

---

[1]) Wetzel, Zentrifugierversuche an unbefruchteten Eiern von *Rana fusca*. Arch. f. mikrosk. Anat. 63. 1904.

Au contraire, dès une heure après la fécondation, c'est-à-dire, dès le moment où le spermatozoïde, ayant traversé les enveloppes pénètre dans l'œuf, la répartition spécifique des matériaux s'établit rapidement, de telle sorte que 1h 30 après l'imprégnation, le caractère de mosaïque de l'œuf prêt à se segmenter est définitivement établi.

L'action du spermatozoïde est dans ce cas évidente. Cette action de la fécondation, que l'on peut appeler ses »manifestations dynamiques,« se place à côté des phénomènes nucléaires dont le résultat est essentiellement la transmission des caractères héréditaires.

Bruxelles, 1er Juin 1906.

Sind Zellkern und Zellplasma selbständige Systeme?

Von

Prof. Dr. **Schücking**
in Pyrmont.

Eingegangen am 7. Juni 1906.

In Nachstehendem möchte ich im Anschluß an ältere Beobachtungen einige neue Tatsachen mitteilen, welche dafür sprechen, daß dem Zellkern wie auch ganz allgemein allen durch Teilung sich vermehrenden Zelleinschlüssen neben dem Protoplasma eine Selbständigkeit und in gewissem Sinne eine selbständige phylogenetische Entwicklung einzuräumen ist. Ich beginne mit dem Bericht über Untersuchungen, die ich in den Jahren 1902—1904 an der Zoologischen Station zu Neapel unternahm und bei denen ich festzustellen suchte, ob auch bei der elementaren Grundform des Organismus, beim Ei der schädigende Einfluß nachzuweisen sei, den artfremdes Protoplasma im Tierkörper aufeinander auszuüben pflegt.

Ich brachte unbefruchtete Eier von *Asterias glacialis*, *Strongylocentrotus lividus* und *Arbacia pustulosa*, und zwar in drei Versuchen jedesmal je zwei verschiedene Arten, 12—24 Stunden in sterilisiertem Seewasser zusammen. Das Resultat dieses einfachen Verfahrens war folgendes:

Bei den beiden Versuchsanordnungen, in denen ich Seeigeleier mit Seesterneiern zusammengebracht hatte, war jedesmal eine größere Anzahl von Seesterneiern aufgelöst, während bei den Kontrolleiern von derselben Art und Provenienz nur wenige Eier aufgelöst waren. Die Eier der beiden Seeigelarten hatten nicht zerstörend aufeinander eingewirkt. Es hatten also die artfremden Eier, bei denen die Cytoplasmamenge im Verhältnis zur Kernmasse geringer war, deletäre Wirkung auf die erheblich größeren Eier ausgeübt, bei denen die Kernmasse relativ geringer als die Plasmamasse war. In das Seewasser waren von den Eiern aus schädigende Stoffe nicht eingetreten, wie ein entsprechender Versuch zeigte. Dieses Versuchsresultat legte den Schluß nahe, daß die Eier, wenn sie in ihren entsprechenden Arten nicht näher verwandt sind, durch direkten Kontakt des Plasmas zerstörend aufeinander wirken, und daß dieser Effekt offensichtlich nicht von der Menge des Cytoplasmas abhängt, sondern möglicherweise von dem Verhältnis zwischen Kernmasse und Plasma abhängig ist. Es entstand die Frage, ob das kernlose Protoplasma artfremder Eier zerstörend aufeinander zu wirken vermöge. Nach dem Vorgang der Gebrüder Hertwig zerschüttelte ich Eier von *Asterias* und den erwähnten beiden Seeigelarten und brachte die kernlosen Fragmente der Seeigeleier mit ebensolchen von *Asterias* zusammen. Einen nachteiligen Einfluß der kernlosen Partikel aufeinander konnte ich nicht feststellen. Wohl aber wirkten kernhaltige Eier der Echiniden

zerstörend auf die kernlosen Eipartikel von *Asterias* und ebenso umgekehrt die kernhaltigen Eier von *Asterias* auf die kernlosen Partikel der Echinideneier. Ich schließe daraus, daß der schädigende Einfluß von artfremden Eiern aufeinander von den Zellkernen und nicht vom Cytoplasma ausgeht.

Wir wissen bereits, daß kernloses Protoplasma sich zu erhalten und zu ernähren vermag. Dies ist z. B. bei *Fumaria hygrometrica* der Fall, bei der kernlose Teilstücke 6 Wochen am Leben bleiben und auch Stärke aufzulösen imstande waren. Kernlose Teilstücke von *Spirogyra*-Fäden sah KLEBS (1) noch assimilieren und sowohl Stärke auflösen als auch neu bilden, wenn die Teilstücke Chlorophyll enthielten. VERWORN (2) sah bei *Difflugia* kernlose Teilstückchen noch nach 5 Stunden lange Pseudopodien ausstrecken, und auf mechanische, galvanische und chemische Reize reagieren. Derselbe sah kernlose Protistenpartikel vollständige Autonomie und Unabhängigkeit vom Kern bekunden. Die Verdauung der kernlosen Teilstücke erfährt indes nach HOFER (3) und VERWORN sowohl der Zeit als der Intensität nach eine erhebliche Abnahme, sie ist aber nicht aufgehoben. Fein zerhackte *Fumaria hygrometrica* vermag auch aus Teilstückchen, in denen kein unverletzter Kern vorhanden ist, neue Moospflänzchenindividuen auszubilden (4).

Wie verhält sich umgekehrt der vom Cytoplasma isolierte Kern? Wir sehen bei der Befruchtung, daß der Spermienkern, nachdem er die Geißel beim Eindringen in die Eizelle verloren und nur noch das Centrosoma behalten hat, im fremden Protoplasma zunächst anschwillt und bei den weiteren bekannten Befruchtungsvorgängen in seiner Lebenstätigkeit nicht hinter dem Eikern zurücksteht.

Wir wissen ferner, daß in der Tier- und Pflanzenwelt den Sätzen »omnis cellula e cellula« und »omnis nucleus e nucleo« die Sätze »jede Plastide aus einer Plastide« und »jedes Chromosoma aus einem Chromosoma« zur Seite stehen. Die Folgerung, daß die genannten Zelleinschlüsse ebenso wie das Cytoplasma individuelle selbständige Systeme im Rahmen der Zelle darstellen, wird durch eine Anzahl triftiger Gründe gestützt.

Wie würde es sich unter dieser Voraussetzung nun mit dem entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang dieser Systeme verhalten? Insbesondere, befinden sich diese Systeme im Gleichgewicht oder beherrscht eines die andern? Es möge mir gestattet sein, meine von den bisherigen Anschauungen abweichende Auffassung dieses biologischen Grundproblems hier in Kürze zu entwickeln.

Zur einigermaßen erschöpfenden Beantwortung dieser Frage würde es gewiß noch großer Fortschritte in unsern Kenntnissen über das physikalisch-chemische Verhalten der Zelle bedürfen. Selbstverständlich würde es nicht angehen, heute außer dem Zellverband existierende niedere organische Gebilde, z. B. die Spaltpilze, als nächste Vorstufen dieser Zelleinschlüsse anzusehen. Ohne Zweifel stehen die Bakterien mit ihrem großen Gehalt an Nucleinkörpern und ihrem Mangel an einem nachweisbaren Kern den Zellkernen noch am nächsten. Der Hinweis, daß die Bakterien selbständige osmotische Systeme sind, würde hiergegen nicht ins Gewicht fallen, da auch die Zellkerne solche osmotischen Systeme darstellen.

Zunächst gibt uns die Ähnlichkeit, die das Verhalten vieler Spaltpilze gegenüber dem Zellprotoplasma mit dem Verhalten des Zellkerns zum letzteren zeigt, wertvolle Fingerzeige. Wenn die Bakterienzooglöa bei den Leguminosenwurzeln ihren schleimigen Infektionsschlauch durch die Zellwandungen hindurch-

schiebt, so füttert die Zelle die Bakterien mit Asparagin und Zucker, um dafür wieder den von den Bakterien aus der Luft assimilierten Stickstoff in der Gestalt von Schleim als Zahlung zu empfangen (5). Solange dies Verhältnis dauert, können wir von einer Symbiose zwischen dem normalen Zellinhalt und den Spaltpilzen sprechen. Nach einiger Zeit verwandelt sich jedoch diese Symbiose in einen ganz einseitigen Parasitismus. Die Pflanze zerstört die in ihren Wurzelknöllchen wohnenden Bakterien und saugt ihren Inhalt aus. Die »Symbiose« stellte also nur ein vorübergehendes Gleichgewichtsstadium dar.

Die berühmte »Symbiose« zwischen Algen und Pilzen bei den Flechten ist ein fast einseitiger Parasitismus, in dem die Algen reichlich organische Nährstoffe an die Pilze abgeben und dafür nur die von den Pilzen vermittels Säureabsonderung aufgelösten anorganischen Stoffe erhalten. Noch merkwürdiger ist das Zusammenleben von den niederen pflanzlichen Zellen der Algen und tierischen Zellen, wie wir sie bei vielen Seetieren beobachten (6). Daß ein einseitiger Parasitismus den bewirtenden Organismus dazu führen kann, für die Pflege seines Gastes ohne Entgelt sehr komplizierte Einrichtungen zu treffen, sehen wir an dem Beispiel der Insektengallen und Pilzgallen. Schließlich gehören zu den Vereinigungen, in denen die Wirtszelle den Parasiten sozusagen in Pflege nimmt, auch die syphilitischen und tuberkulösen Geschwülste.

Die in der Einleitung mitgeteilten Beobachtungen lassen nun erkennen, daß bei den betreffenden Metazoen die Verdauungstätigkeit und gewisse Schutzeinrichtungen mit dem Zellkern in Verbindung stehen, von dem wir bisher schon annahmen, daß er das formative aufbauende und für die Weiterentwicklung der Zelle und die Bildung der Zellhaut bestimmende Agens ist.

Ist nun in der lebenden Zelle unter der Voraussetzung, daß es sich um selbständige Systeme handelt, ein Zustand gegeben, der einem der beiden Komponenten einen mehr oder minder parasitären Charakter zuschreiben läßt, oder besteht ein dauerndes Gleichgewicht in der gegenseitigen Inanspruchnahme bei Kern und Plasma? Für diese Frage ist das Studium der Conjugation bei den Protozoen und der Befruchtung bei den Metazoen von besonderer Bedeutung.

Bekanntlich tritt die Conjugation der Protozoen, die ihr Analogon in der geschlechtlichen Vermehrung der Metazoen hat, nach vorübergehenden Hungerperioden auf, die eine gewisse Reifung des Kerns hervorrufen (7). Überfütterung und andauernder Hungerzustand verhindern diese Reifung des Kerns und haben eine übermäßige Vergrößerung desselben zur Folge. Die Organisation des Kerns gestattet nicht, daß dieser ohne Schädigung für das Protozoon dauernd ein gewisses Größenmaß überschreitet. Bei einer solchen Vergrößerung des Kerns gehen die Protozoen, nachdem noch eine Zeitlang Zellteilungen in der betreffenden Kultur, aber keine Conjugationen mehr, zustande gekommen sind, zugrunde. Wenn wir bei andauerndem Hungerzustand den Kern auf Kosten des in seinem Stoffwechselgleichgewicht gestörten und daher geschwächten Plasmas sich vergrößern sehen, so deuten diese Zustände, in denen der Kern dauernd vom Plasma mehr erhält, als er demselben zurückgibt, auf frühere parasitäre Entwicklungsvorgänge, bei denen Kern und Plasma noch getrennte biologische Systeme waren. Anderseits erinnern gewisse Vorgänge, die wir bei der Zellvermehrung im lebenden Gewebe bei uns beobachten — Erkrankungen der Gewebe bei dauernder übermäßiger Nahrungszufuhr, wie auch bei Inanitionszuständen — an die unter ähnlichen Bedingungen eintretenden Störungen des Verhältnisses zwischen Kern und Plasma bei den Protozoen und an die Folgezustände dieser

Störungen. Bei der den Pathologen bekannten sog. Wucheratrophie beobachten wir bei Hungerzuständen und fieberhaften Krankheiten schon nach mehreren Tagen hochgradige Wucherung der Zellkerne, so im Fettgewebe, ebenso in den Muskelfasern, bei denen in den Primitivbündeln im unveränderten Sarcolemmschlauch Protoplasmamassen mit stark gewucherten Kernen entstehen. Ähnlich verhalten sich die Kerne der SCHWANNschen Scheide in den Nervenfasern. Dieselben Kernwucherungen beobachten wir an andern Stellen im Inanitionszustand, z. B. sehr deutlich bei der Atrophie der Geschmacksknospen.

Durch Aushungerung und Schwächung des Protoplasmas werden also allgemein die Kerne zur Vergrößerung und Teilung angeregt, ehe das Gewebe zugrunde geht. Der Umstand, daß dieser Prozeß sich vielleicht als nützlich für den Gesamtorganismus erweisen kann, stellt die Selbständigkeit des Kerns und seinen parasitären Charakter nicht in Frage, ebensowenig wie z. B. das für das Gesamtgebilde nützliche Resultat der Flechtenbildung als Beweis gegen das selbständige Verhalten der Flechtpilze herangezogen werden kann.

Das im natürlichen Ablauf der Entwicklung erfolgende Absterben der Gewebe und des gesamten Somas der Metazoen erscheint unter diesem Gesichtspunkt als eine Folge der bei den mannigfachen Störungen des Stoffwechsels nicht wieder rückgängig zu machenden Aufhebung des Gleichgewichts zwischen Kern und Plasma. Der Tod wäre somit das Schlußresultat der während der Lebensdauer eintretenden Störungen des Kernplasmagleichgewichts. Besonderes Interesse müssen bei dieser Anschauung unzweifelhaft die bei der Geschwulstbildung beobachteten Gewebsveränderungen erregen, die sich als ein extremer Fall des schließlich stets eintretenden Mißverhältnisses zwischen Kern und Plasma charakterisieren. Das unbekannte geschwulsterzeugende »Incitament« neuerer Autoren, das vielleicht in gewissen leicht assimilierbaren oder die Assimilationsfähigkeit der Kerne steigernden Nucleinkörpern besteht, würde nicht etwa das Wachstum der Kerne von präformierten Carcinom- oder Sarcomzellen fördern, sondern nach meiner Anschauung imstande sein, jedem Kern gewisser normaler Zellarten ein zur Geschwulstbildung führendes Wachstum zu verleihen. Die gesteigerte Virulenz des Mäusecarcinoms nach wiederholten Passagen würde sich durch die infolge der günstigen spezifischen Ernährungsbedingungen gesteigerte Selbständigkeit der Kerne der transplantierten bzw. geimpften lebenden Krebszellen erklären. Die Immunität mit Krebszellen geimpfter Mäuse und Ratten endlich wäre als das Resultat der im Plasma vor sich gehenden, zur Behauptung des Gleichgewichts gegen die Kernvergrößerung gerichteten Stoffwechselvorgänge zu deuten.

Nach dieser Auffassung würde also der Zellkern selbst die Rolle des gesuchten Geschwulstparasiten spielen.

Die Spezifizität der Zellbestandteile, wie sie bekanntlich jeder Art eigentümlich ist, kann hier nicht als Gegengrund herangezogen werden, denn eine solche beobachten wir auch bei ausgesprochen parasitären Vereinigungen, bei denen nur ganz bestimmte Organismen der einen Art mit bestimmten Organismen der andern Art sich zusammenschließen.

Bei der Befruchtung der Metazoen verlaufen im großen und ganzen die Vorgänge nicht anders wie bei der Conjugation der Protozoen; nur diejenigen Kerne schließen sich einander an, die durch Verkleinerung auf die Hälfte bzw. durch Reduction der Chromosomenzahl die erforderlichen Vorbereitungen dazu getroffen haben. Wir sehen, daß bei den Protozoen diese Reifung und Teilung

der Kerne durch übermäßige Ernährung und Aushungerung verhindert werden kann. Vielleicht spielen auch noch andre ungünstige äußere Einwirkungen dabei eine Rolle. Bei den Metazoen ist indes die Einrichtung entstanden, daß gewisse, schon in den ersten Entwicklungsstadien besonders günstig gelagerte Zellen, die späteren Keimzellen, von den Wechselfällen äußerer Einflüsse unabhängig werden und daher unter allen Umständen ihre Kerne reifen und teilen lassen können. Bei der zweigeschlechtlichen Befruchtung der Metazoen lösen sich die in ihrer Kernmasse bzw. ihren Chromosomen um die Hälfte reduzierten Keimzellen vor ihrer Vereinigung von ihrem Sitz ab. Die Geschlechtsdifferenz erscheint als eine Folge des Ablösungsprozesses und der Notwendigkeit, durch möglichst günstige mechanische Verhältnisse die Vereinigung der Chromosomen zu sichern. Zur Erreichung dieses Resultats treten sekundär die mannigfachsten organischen und sonstigen Einrichtungen, wie sie z. B. bei der Befruchtung der Seeigeleier von mir festgestellt wurden, ein. Diese Differenzierung der Beweglichkeit, d. h. die Schaffung eines unbeweglichen Eies gegenüber einer möglichst beweglichen Spermie, war nur durch Änderung des Verhältnisses zwischen Plasmamasse und Kernmasse zu erreichen. Die hieraus gezogene Folgerung, daß sich nur mechanische und quantitative Unterschiede in letztem Grunde in den Geschlechtsverschiedenheiten ausdrücken, will indes nichts besagen, so lange die These nicht widerlegt ist, daß es einen Punkt gibt, an dem quantitative Unterschiede zu qualitativen werden. Durch Zunahme des Plasmas der weiblichen Keimzelle und Zunahme der Kernmasse der männlichen Keimzelle scheint nach den bisherigen Beobachtungen die Entwicklung des weiblichen Geschlechts, durch die umgekehrten Verhältnisse, Abnahme des Plasmas der weiblichen Keimzelle und Abnahme der Kernmasse der männlichen Keimzelle die Entwicklung des männlichen Geschlechts begünstigt zu werden.

Neuere Versuche von GODLEWSKI jun. lehren, daß bei Anwesenheit väterlicher Chromosomen und bei fehlendem Eikern, mütterliche Charaktere vererbt werden können. Ganz meinen Ausführungen entsprechend verbieten diese Versuche, dem Kern eine ausschließliche Rolle bei der Vererbung zuzuschreiben, lassen vielmehr erkennen, daß auch das Plasma für die Vererbung von Bedeutung ist und geben damit eine wichtige Unterstützung für meine Auffassung, daß Kern und Plasma individuelle, wenn auch aufeinander angewiesene Systeme bilden.

Eine weitere Stütze dieser Auffassung ist die von mir festgestellte Tatsache, daß die Vereinigung von Ei und Sperma bei den Echiniden durch die Verschmelzung von beiderseitigen Plasmateilen eingeleitet wird (8).

Auf die Frage, warum die Kerne bei Protozoen und Metazoen in Verbindung miteinander treten, gibt uns die zunehmende Häufigkeit der Verschmelzung der entstehenden Individuen in der aufsteigenden Organismenreihe Antwort. Auf den niedersten Stufen des organischen Lebens, bei den kernlosen, aus Nucleinen zusammengesetzten Bakterien und verwandten Formen, sehen wir jede Vereinigung der durch Teilung entstandenen Individuen ausbleiben. Erst bei den Protozoen mit ihrer Zweiteilung in Kern und Plasma tritt Conjugation ein und zwar, den noch wenig entwickelten Kern- und Plasmasystemen entsprechend, nur unter gewissen Bedingungen und in gewissen Zeiträumen. Bei den Metazoen endlich mit ihren höchst differenzierten Kern- und Plasmasystemen tritt Entwicklung ohne Befruchtung mit wenigen Ausnahmen überhaupt nicht mehr ein. Der festgefügte molekulare Apparat der keinem Plasmasystem angeschlossenen Kernsubstanz der Bakterien erlaubt anscheinend eine unbegrenzte

Vermehrung derselben ohne zeitweilige Korrekturen. Mit der Vereinigung von Kern und Plasma und dem Ausbau des Kerns in ein Bündel individueller Chromosomen aber tritt die Möglichkeit einer übermäßigen Differenzierung in dem schwankenden Verhältnis zwischen den beiden selbständigen Faktoren ein. Diese zerstreuende und artauflösende Wirkung der wechselnden Beziehungen zwischen den beiden wichtigsten Bestandteilen der Zelle macht eine beständige arterhaltende Korrektur notwendig, wenn die Art die zu ihrer Erhaltung notwendige Konstanz der Kernplasmabeziehungen sich bewahren will. Diese sich immer wiederholende Korrektur und Ausgleichung der eingetretenen Differenzierungen ist die Befruchtung. Es ist also das Gegenteil von dem zutreffend, was die bisherigen Befruchtungstheorien behaupten. Nicht die durch »Amphimixis« geförderte Differenzierung ist das Resultat der Befruchtung, sondern die Bekämpfung der Differenzierung und die Wiederherstellung des gestörten Gleichgewichts zwischen Kern und Plasma.

Die Befruchtung kann die Differenzierung im Rahmen der Art fördern, aber darüber hinaus wirkt sie als Regulator, nicht artvermehrend, wie man bisher annahm, sondern artbeschränkend und artfixierend. Die Fälle, in denen die Befruchtung die Entwicklung neuer Arten zu unterstützen scheint, sind seltene Ausnahmen gegenüber der ungeheueren Mehrzahl der Fälle, in denen das Gegenteil stattfindet. Schon verhältnismäßig geringe Abweichungen. die zwei Individuen in ihrem Bau voneinander zeigen, genügen bekanntlich, um ihre geschlechtliche Vereinigung zu einer unfruchtbaren zu machen oder sie sterile Bastarde erzeugen zu lassen. Nach der Lehre von der Amphimixis müßten aber die Bastarde vorzugsweise dem supponierten Befruchtungszweck, der Differenzierung, zu dienen imstande sein. Da die Korrektur des gestörten Kernplasmaverhältnisses nur bei den Keimzellen eintritt, so bleiben nur diese ewig jung und in gewissem Sinne unsterblich, während die Gesamtheit der nicht durch die Befruchtung regenerierten Zellen durch immer weitergehende Gleichgewichtsstörungen zwischen ihren Komponenten zugrunde geht.

Literatur.

1) Klebs, Über den Einfluß des Kerns in der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. VII. 1887.

2) Verworn, Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. LI. 1891.

3) Hofer, Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kerns auf das Protoplasma. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. XXIV.

4) Nussbaum, Über die Teilbarkeit der lebenden Materie. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1886.

5) B. Frank, Über die Pilzsymbiose der Leguminosen. Landwirtschaftl. Jahrbücher. 1890.

6) Brandt, Über das Zusammenleben von Tieren und Algen. Verh. d. physiol. Gesellsch. zu Berlin. 1881.

7) Richard Hertwig, Über die Conjugation der Infusorien. Abhandl. d. bayer. Akad. d. Wiss. II. Kl. Bd. XVII. 1889.

8) Schücking, Zur Physiologie der Befruchtung, Parthenogenese und Entwicklung. Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. 97.

Kampf der Gewebe im Regenerat bei Begünstigung der Hautregeneration.

Von

Gustav Tornier (Berlin).

Mit 23 Zeichnungen im Text von Paul Flanderky, Berlin.

Eingegangen am 22. Juni 1906[1]).

Durch Betrachtung und Zergliederung von Naturobjekten und durch Nebenerscheinungen bei Regeneralversuchen, die andern Zwecken dienten, war der Verfasser dieser Abhandlung schon vor Jahren zu der Überzeugung gelangt, daß die Gewebe, welche ein Regenerat aufbauen, bei diesem Tun bis zu einem gewissen Grad unabhängig voneinander sind und daß deshalb unter Umständen beim Regenerataufbau ein Kampf zwischen den beteiligten Geweben stattfinden kann. Daraus ergab sich dann weiter als Folgerung, daß bei richtiger Ausnutzung dieser Sachlagen experimentelle Hemmungen von Regeneralvorgängen möglich sein müßten; daß also z. B. auf diesem Weg bei Tierarten mit Schwanzregeneration unter teilweiser Lahmlegung dieser Regeneralkräfte dauerkurzschwänzige Individuen und solche mit Knotenschwänzen experimentell zu erzielen seien. Die angestellten Versuche haben darauf die Berechtigung dieser Schlüsse ergeben, denn es gelang in der Tat alsbald, derartige Schwanzgebilde künstlich hervorzurufen; die dauerkurzschwänzigen Amphibien sogar auf zwei Wegen, von denen der eine hier des Näheren zu schildern sein wird.

Als Versuchsobjekt wurde der erwachsene *Triton cristatus* benutzt, dessen Schwanz bekanntlich so starke zweiseitliche Flachheit

[1]) Über die Resultate dieser Untersuchungen ist bereits in den Sitzungsber. d. Gesellsch. naturforsch. Freunde zu Berlin. Jahrg. 1906. S. 61 kurz berichtet worden.

aufweist, daß er, wie am besten sein Querschnitt (Fig. 1) ergibt, überhaupt nur von zwei Seitenflächen eingefaßt wird, die oben in einer scharfkantigen Firste (*a*) aneinanderstoßen, während sie unten durch einen Längswulst (*k*) verbunden sind, der nicht nur von den Schwanzseitenflächen scharf abgesetzt ist, sondern einen fast kreisrunden Querschnitt und auffallende Gelbrotfärbung besitzt, und in dieser Arbeit als Schwanzbodenwulst bezeichnet werden soll. Die Gewebe des Schwanzes aber sind folgende:

Fig. 1.

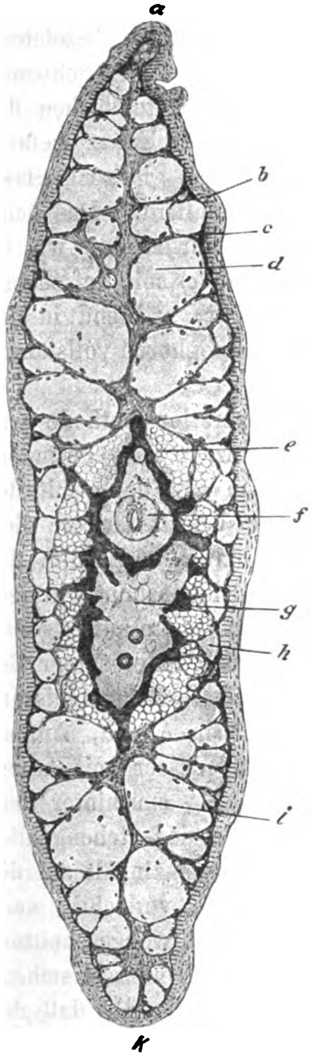
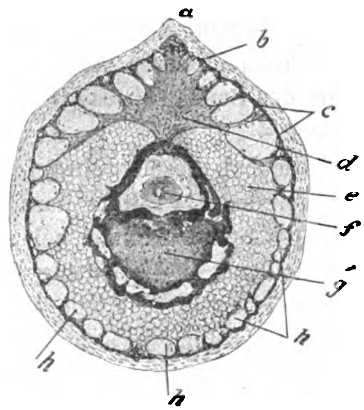


Fig. 2.



Den ideellen Schwanzmittelpunkt bildet das Rückenmark (*f*), das von der Schwanzwirbelsäule (*g*) eingeschlossen wird, die ihrerseits dann ihre eigne Muskulatur (*e*) als Umhüllung aufweist. Diese drei Komponenten des Schwanzes im ganzen sollen nunmehr als Schwanzkern bezeichnet werden. Eingehüllt ist dieser Schwanzkern (*e*, *f*, *g*) dann seinerseits und allseitig von hyalinem Unterhautbindegewebe (*d*, *h*, *i*), das an den Schwanzseiten (in *h*) eine dünne Schicht bildet, während es auf und unter dem Schwanzkern zu zwei mächtigen Längswülsten (*d* und *i*) anschwillt, denen vor allem der Schwanz sein großes Plattsein verdankt. Es soll in dieser Arbeit nunmehr

diese bindegewebige Röhre (*d*, *h*, *i*) des Schwanzes als Bortengewebe desselben bezeichnet werden; die Teile des Bortengewebes (*h*) aber, welche den Schwanzkern seitlich umhüllen, sollen rechte und linke Kerndecke heißen; während jene Stellen, in welchen es sich wulstig verdickt (*d* und *i*) als oberes und unteres Bortenpolster benannt werden, weil jener Schwanzteil, zu dem sie gehören, im Gegensatz zum Schwanzkern als obere und untere Schwanzborte bezeichnet werden sollen. Eingehüllt ist dann endlich dieser gesamte »Schwanzinhalt« von der äußeren Haut (*b*, *c*), die in den Seitenflächen des Schwanzes nach außen hin Runzeln besitzt und schwarz gefärbt ist, während sie dagegen im Schwanzbodenwulst (*k*) glänzend glatte Oberfläche aufweist und in rotgelber Färbung auftritt. Das zeigt auch der Querschnitt des Schwanzes (Fig. 1) sehr schön, wo im ganzen Verlauf der Schwanzseiten die Lederhaut (*c*) mit tiefschwarzen Chromatophoren an die Epidermis (*b*) anstößt, während in der Cutis des Bodenwulstes (*k*) die schwarzen Chromatophoren vollständig fehlen. —

Die bei diesen Schwänzen angewandte Operationsmethode war nun folgende: es kam darauf an, den Schwanz so zu verwunden, daß der Schwanzinhalt bei seiner Regeneration erst dann mit der Schwanzhaut in Berührung kam, wenn diese bereits längere Zeit ihre gleichzeitig erhaltene Wundstelle verheilt hatte, und sollte dadurch ein Kampf zwischen dem Regenerat der Schwanzhaut und dem des Schwanzinhalts erzeugt werden. Es wurde das dann auf folgende Weise erreicht: Nach Angaben des Verfassers und unter seiner Beaufsichtigung schnitt sein damaliger privater Hilfsarbeiter für wissenschaftliche Arbeiten, Rudolf Schmitt, zur Zeit in Altona, Anfang Mai 1905 den Versuchstieren, nachdem sie in Wasser mit Ätherzusatz betäubt waren, das Schwanzende etwa $1^1/_2$ cm hinter dem After, in einem Querschnitt ab. Am Hinterende des stehengebliebenen Schwanzrestes wurden dann Haut und Schwanzinhalt auf die Entfernung von etwa $^1/_2$ cm gegen den After hin, vorsichtig voneinander losgelöst und der enthäutete Schwanzinhalt weggeschnitten, während seine von ihm losgelöste Hauthülle am Schwanzrest stehenblieb. Diese Enthäutung aber geschah einmal so (Fig. 4), daß die Haut ohne weitere Einschnitte, also als einheitlicher Ring, losgelöst wurde, und diese Methode ergab später die besten Erfolge, oder so (Fig. 3), daß die Haut des Schwanzrestendes sowohl oben entlang der Schwanzfirste als auch im Schwanzbodenwulst etwa $^1/_2$ cm weit gespalten und dann vom Kern in zwei Lappen abgelöst wurde.

Nunmehr wurde die Haut der operierten Schwänze vernäht, und zwar dort, wo sie in der Form einer Röhre losgelöst worden war, durch nur zwei Nadeln an ihrem Schlußrande (wie die vier Punkte in der Figur 4 angeben); dort aber, wo sie in zwei Lappen auslief, durch zwei Nadeln am Schlußrande und durch je eine Nadel in der oberen und unteren Längswunde (an den Stellen, die in Fig. 3 durch Punkte bezeichnet sind). Die zum Zunähen benutzten Fäden wurden darauf, nachdem sie ihren Zweck erfüllt hatten, nicht aus den Hautlappen herausgezogen, sondern blieben darin, bis sie der Organismus aus eigner Kraft ausstieß, was nach des Verfassers Erfahrungen bei Molchen den Wunden viel weniger schadet als das direkte Herausnehmen der Fäden, und was in ungefähr 8 Tagen geschieht[1]. Auf diese Weise erhielt also jeder operierte Schwanzrest ein Hinterende, in welchem der stehengebliebene Schwanzinhalt vom Hinterende der stehengebliebenen Schwanzhaut etwa $^1/_2$ cm weit überragt wurde, und es wurde hierbei ferner die Schwanzhaut durch das Vernähen zu so schneller Verheilung befähigt, daß diese längst eingetreten war, wenn das Regenerat des Schwanzinhalts mit den vernähten Hautstellen in Berührung kam.

Fig. 3.

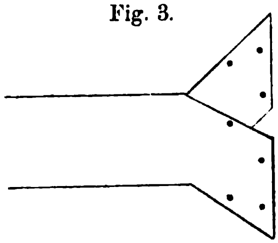
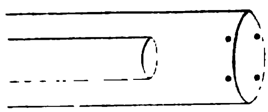


Fig. 4.



Bei drei von zehn auf diese Weise operierten Tieren mißlang darauf die Operation, weil an ihrem Schwanzrest-Ende die künstlich hergestellte Hautverlängerung durch Pilzinfektion zugrunde ging, und die Tiere erhielten dadurch zum Schluß ein Schwanzrest-Ende, das in seiner Verwundung von einem solchen nicht zu unterscheiden war, das durch einfaches Querabschneiden des Schwanzes erzeugt worden, und diese Tiere regenerierten deshalb bis zur Beendigung dieser Arbeit, im Dezember 1905, das fehlende Schwanzende in normaler Weise, d. h. in normaler Gestalt, und entweder bis zur normalen Länge oder nur wenig kürzer (Normallänge: 60—63 mm, Regenerat I: 60,5; II: 55; III: 54 mm). So bilden nunmehr diese drei Tiere mit ihren regenerierten Schwänzen einen hochinteressanten Gegensatz zu den sechs Tieren und deren Schwanzregeneraten, bei

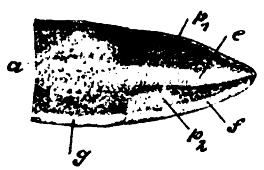
[1] Archiv f. Entw.-Mech. Bd. IV. 1896. S. 474.

welchen die Operation in der gewünschten Weise gelang, und sie zeigen zugleich an, was sehr wichtig ist, wie weit eine Schwanzregeneration bei den gut operierten Tieren zurzeit gelangt wäre, wenn dieselben ihren Verlust in normaler Weise hätten regenerieren können.

Dabei aber ist bei *Triton cristatus*, was für die folgenden Untersuchungen von allergrößter Wichtigkeit ist, jedem normalen oder pathologischen Schwanzregenerat schon von außen her — also gleichsam durch die Haut — anzusehen, wie und wann die einzelnen Gewebe an seinem Aufbau arbeiten; und zwar tritt bei der normalen Schwanzregeneration zuerst die Überhäutung der Wundfläche ein, wobei die Hautneubildung den verletzten Geweben des Schwanzinhalts eng anliegt, dann beginnt das Schwanzkernregenerat, d. h. das Regenerat der Wirbelsäule, mit ihrem Muskelbelag vorzuwachsen, und schiebt alsbald jenen Massenpunkt der Hautneubildung, an den es stößt, als neue Schwanzhautspitze vor sich her, worauf dann allmählich die Hautneubildung als Hülle das Kernregenerat allseitig umschließt und somit die Uranlage des nachwachsenden Schwanzendes herstellt.

Hat diese Schwanzspitzneubildung noch später eine Länge von etwa $^1/_2$ cm erreicht, so sitzt sie als Kegel, der wie das Schwanzreststück zweiseitig flach erscheint, scharfspitzig dem Schwanzreststück auf (Fig. 5). In der Mittellinie der Hautaußenseite dieses Kegels (in *e*) aber, von der scharfen Kegelspitze an bis zum Schwanzrest (*a*) hin, markiert sich unter der Haut dann das Schwanzkernregenerat als ein Strang (*e*), der über sich die Haut als konvexen Wulst vorgewölbt hat; und so scharf tritt dieser Wulst hervor, daß sicher festzustellen ist, daß er bei seinem Wachsen die Hautspitze vor sich hertreibt. Unmittelbar über und unter diesem Hautwulst aber (Fig. 5 p_1 und p_2) wird die Außenseite der Haut dann ferner von einer oberen und unteren Längsgrube durchzogen, und wenn die Neubildung gegen das Licht gehalten wird, so schimmert dieses in den beiden Gruben durch die Neubildung durch. Die Haut der Neubildung aber ist deshalb an diesen Schwanzstellen durchsichtig und in das Schwanzinnere eingesunken, weil aus dem Schwanzrest die beiden Schwanzbortenpolster, die zur Schwanznachbildung gehören und in ihr unter den eingesunkenen Hautstellen liegen müßten, noch nicht regenerell erzeugt worden sind. Erst später wachsen sie dann

Fig. 5.



in diese zusammengesunkenen Hohlräume, die ihnen gleichsam in der Neubildung reserviert wurden, hinein und dehnen sich zum Schluß darin so energisch aus, daß die Längsgruben in der Hautaußenseite der Neubildung verschwinden. Wenn dann aber das Schwanzregenerat durch reines Hautspitzenwachstum seine Hautspitze nun noch weiter verlängert, so erhält diese Spitze immer zuerst die hier besprochene Form, d. h. aber: die neue Schwanzspitze wächst normaler Weise derartig, daß immer zuerst das energisch vorwachsende Schwanzkernregenerat vorgetrieben wird und nun seinerseits die Schwanzhaut zu weiterer Verlängerung zwingt. Das Bortengewebe des Schwanzes hat dagegen für das neue Schwanzspitzenlängenwachstum keine Bedeutung, seine Regeneration erfolgt vielmehr später als die aller andern Gewebe, die an der Schwanzspitzenregeneration beteiligt sind.

Also schon die normale Schwanzregeneration lehrt folgendes: Das Längenwachstum eines Schwanzregenerats wird allein durch das Kernregenerat veranlaßt und reguliert und zwar, wie die durchsichtigen Schwänze von Froschlarven und weißen Axoloten sicher beweisen: in letzter Instanz allein durch das Regenerat des Schwanzskelets, weil das letzte Ende des Schwanzkerns ohne Muskelbelag ist, also nur aus dem Skelet noch besteht, das demnach allein die Haut vortreibt, was bis zu einem gewissen Grad schon durch MORGAN und WINTEBERT auch experimentell nachgewiesen worden ist. Die Schwanzhaut selbst hat dagegen keine Befähigung zu selbständigem Längenwachstum, sie wird vielmehr durch das vorwachsende Schwanzskelet zur Verlängerung gezwungen, indem sie durch dessen Vorwachsen zuerst passiv verlängert wird und diese Verlängerung dann durch aktives intercalares Längswachstum fixiert, streng nach dem vom Verfasser dieser Arbeit schon wiederholt aufgestellten Satz, daß übernormaler Zugeinfluß auf Gewebe Längswachstum in demselben hervorruft[1]. Das Unterhautbindegewebe des Schwanzes aber — selbst soweit es Bortenpolster bildet — hat für das Längenwachstum des Schwanzregenerats keine Bedeutung, sondern es verhält sich in dem Regenerat, der Regeneration von Schwanzkern und Haut nachhinkend, durchaus seiner Natur als Abrundungs- und Füllgewebe entsprechend, indem es in jene Hohlräume des nachwachsenden Schwanzendes hineinwächst, die durch das Zusammenarbeiten von Schwanzkern und Hautregenerat vorher angelegt werden.

[1] TORNIER, Das Entstehn der Gelenkformen. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. I. S. 343. — Entstehn eines Schweinehinterfußes mit fünf Zehen und deren Begleiterscheinungen. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XV. 1902. S. 349 ff.

In den nachfolgenden Auseinandersetzungen wird übrigens die Berechtigung der hier aufgestellten Schlußfolgerungen noch viel klarer zum Ausdruck kommen, und ergeben die einzelnen Tiere folgendes:

Belegling 1 (Fig. 6—8).

Wie bereits angegeben wurde, gelang bei sechs von den operierten Molchen die Operation in der gewünschten Weise, und bei all diesen Tieren verliefen dann auch noch die Anfangsstufen der beginnenden Schwanzspitzenregeneration ziemlich gleichartig; ihre Hautwunden verheilten nämlich relativ schnell und der Norm gemäß so vollkommen und ohne Narbenbildung, daß sehr bald in der Schwanzhaut nichts mehr von vorangehender Verwundung wahrzunehmen war. Nach etwa einem Monat aber wulstete sich dann an diesem Schwanzrest

Fig. 6.

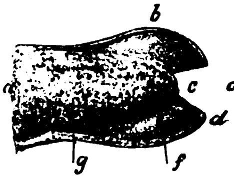


Fig. 7.

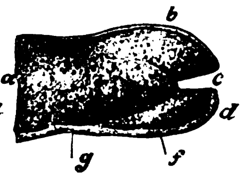
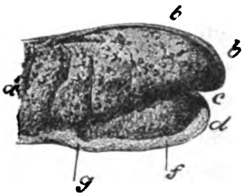


Fig. 8.



(Fig. 6: *a*), unmittelbar dort, wo sein Hinterrand mit dem oberen und unteren Rand zusammenstößt, die Schwanzhaut in Form je einer Blase (*b* und *d*) nach hinten aus; beide Blasen sind dabei von vornherein seitlich zusammengedrückt wie der Schwanzrest, und dieser wird dadurch allmählich (Fig. 7 und 8) ausgesprochen zweizipflig und äußerlich einem Fischschwanz ähnlich.

Der Grund, warum das geschieht, ist folgender: Im Schwanzrest (*a*) beginnen die, unter den später vortretenden Hautstellen liegenden Partien der Bortenpolster energisch Regeneralgewebe zu erzeugen; dieses drängt dann den über ihm liegenden Teil der Haut vor sich her und so entstehen die beiden schon erwähnten, höchst charakteristischen Schwanzzipfel (*b* und *d*). Von den Zipfeln aber ist noch zu bemerken, daß sie sich als echte Auswüchse der oberen und unteren Ecke des Schwanzreststücks ausweisen, denn sie sind nicht nur genau wie dieses seitlich zusammengedrückt, sondern in den oberen Zipfel tritt der obere Saum des Schwanzreststücks in Form einer scharfen Firste direkt ein; am Aufbau des unteren Zipfels aber nehmen nicht nur die schwarzen Schwanzseiten teil, indem sie direkt

in den Zipfel übergehen, soweit sie ihm anliegen; sondern der untere Rand dieses Zipfels (*f*) erweist sich als unmittelbare Verlängerung des am Schwanzrest vorhandenen gelbroten Grundwulstes (*g*), wobei übrigens charakteristisch ist, daß dieses Wulstregenerat bei seinem ersten Entstehn schwarz gefärbt ist, dann sich aber schrittweise ins Gelbrote umfärbt.

Mit dem Entstehn dieser beiden Bortenzipfel und deren langsamem Fortwachsen bis zur Länge von nur 4 mm (bei 6 mm Schwanzrestlänge) und bei gleichzeitiger geringer Tiefenzunahme derselben war nun aber bei dem ersten der operierten Tiere die Schwanzregeneration auch schon im wesentlichen erschöpft, denn sonst kommen bei ihm nur noch die folgenden, ganz sekundären Formveränderungen der Zipfel in Betracht:

Der obere Zipfel (*b*) hat anfänglich bei 2 mm Länge einen ganz geradlinigen unteren Rand, der mit dem oberen Zipfelrand in einer ausgesprochenen Zipfelspitze zusammenstößt; der untere Zipfel (*d*) aber könnte beim Entstehn — seiner Form nach — fast als ein umgekehrter oberer gelten, denn bei ihm bildet der obere Rand eine gerade Linie und sein unterer Rand geht bogig zu dem oberen hin und stößt mit ihm unter Spitzenbildung zusammen. Getrennt sind dann die gegenüberliegenden Seiten dieser beiden Zipfel anfänglich recht weit durch den Schlußrand des Schwanzrestes (*c*). Später (Fig. 7) nehmen darauf aber die beiden Zipfel (*b* und *d*) nicht nur langsam an Länge sondern auch an Tiefe zu und zwar werden sie tiefer, indem der Zwischenraum (*c*), der ursprünglich ihre gegenüberliegenden Seiten trennt, an Ausdehnung verliert. Die Vertiefung der Zipfel erfolgt also, indem sie vorwiegend durch Verbreiterung ihrer gegeneinander schauenden Randpartien fortwachsen, während gleichzeitig der zwischen ihnen liegende Schlußrand des Schwanzreststücks, der sie ursprünglich in voller Höhe trennt, mehr und mehr verschwindet. Sie verlieren dabei außerdem zuerst ihre Spitzenbildung und runden sich ab; zum Schluß aber (Fig. 7) ist der Schlußrand des Schwanzrestes (*c*), der sie ursprünglich weit trennte, ganz verschwunden und sie selbst stoßen mit den Ursprungsstellen ihrer gegeneinander schauenden Ränder direkt aneinander.

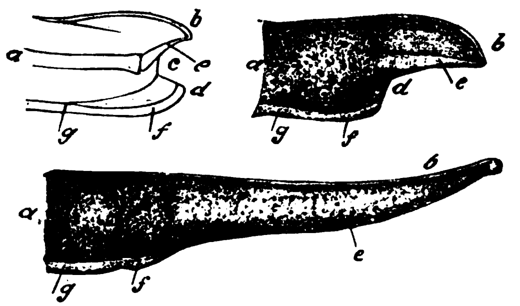
Die Hauptergebnisse dieser seltsamen Regenerationsmethode aber sind folgende: Dem Schwanzkernregenerat (bzw. der darin vorhandenen Skeletneubildung) ist es nicht gelungen, die durch eine vorschnelle Regeneration vorschnell widerstandsfähig gewordene Schwanzhaut des Tieres vor sich herzuschieben und so ein neues Schwanzende am

Tiere zur Entwicklung zu bringen; die auf diese Weise sehr widerstandsfähig gewordene Haut hat also jede Regeneratbildung des Schwanzkerns völlig verhindert, wie auch Röntgenbild und Präparation klar ergaben, indem sie an dem zur Regeneration bestimmten Schwanzwirbelrest des Tieres nur Wundverschluß durch Knorpel erkennen lassen; den bindewebigen Bortenpolstern des Schwanzes dagegen gelang es, durch ihr Regenerat die vorgelagerten Schwanzhautpartien — wenn auch nur wenige Millimeter weit — vor sich herzuschieben und so Zipfelbildung am Schwanzrest zu erzeugen. Die Schwanzhaut selbst dagegen hat von vornherein gar keine Neigung gezeigt, selbständig in die Länge zu wachsen und so eine Spitzenbildung am Schwanz einzuleiten oder gar für sich allein auszuführen.

Belegling 2 (Fig. 9—11).

Bei dem zweiten unter den operierten Tieren (Fig. 9) verhielt sich der Schwanzrest anfangs, wie der des vorigen Tieres, indem er Bortenzipfel (*b* und *d*) bis zur Länge von etwa 2 mm entwickelte; dann trat bei ihm aber wegen des sehr langsamen Fortwachsens der Zipfel ein scheinbarer Stillstand der Regeneralvorgänge ein; bis endlich etwa $1^1/_2$ Monate nach der Operation, und nachdem die gleichzeitig operierten Schwanzreste mit normaler Regeneration bereits Enden von 1 cm Länge nachgebildet hatten, es dem Schwanzkernregenerat dieses Tieres (*e*) gelang, seine Spitze in den oberen, der zuvor angelegten Bortenzipfel hineinzubringen, wo diese Spitze sich dann hart am unteren Zipfelrand entlang und in dem Raum zwischen unterer Zipfelhaut und darüber liegendem Bortenpolster bis zur Hinterwand des Zipfels hindurchpreßte. Sobald das geschehen war, trieb sie darauf (Fig. 10) jenen Hautbezirk des Zipfelrandes, gegen den sie stieß, vor sich her, zwang dadurch die Haut an der betreffenden Stelle zum Längenwachstum und gestaltete so zum Schluß (Fig. 11) am Schwanzrest von 7 mm (*a*) den Zipfel zu einem Schwanzende (*b*, *e*) von 23 mm um.

Fig. 9, 10 und 11.



Aber dieses so eigenartige Schwanzspitzenregenerat des Tieres ist außerdem sehr eigenartig gebaut und zeigt trotz seiner erreichten Länge noch sehr deutlich, daß es durchaus nicht auf normale Weise regeneriert worden ist, denn es kann ohne Übertreibung als eine nur obere Hälfte eines normalen Schwanzendes bezeichnet werden, weil ihm sowohl das untere Bortenpolster, wie auch der gelbrote Bodenwulst des normalen Schwanzes völlig fehlen, wie die Figuren 9—11 sehr deutlich zeigen, indem sie zugleich das ganze Längenwachstum dieser Schwanzneubildung veranschaulichen, das folgendes war:

Nachdem das Schwanzkernregenerat (Fig. 9: *e*) in den oberen Schwanzbortenzipfel (*b*) eingedrungen war und nun das Auswachsen des Zipfels zum Ersatz-Schwanzende veranlaßte, hatte dieses folgende Form (Fig. 10): Hart an seiner Unterseite wulstete das Kernregenerat (*e*) die Haut über sich bucklig nach den Seiten vor, so daß auf den Außenseiten dieser Neubildung das Eindringen des Schwanzkerns vollständig klar zu erkennen war. Über dieser Auswulstung der Schwanzhaut lag dann ferner eine Längsrinne, woraus sich ebenso sicher ergab, daß an dieser Stelle der Hohlraum für ein Schwanzbortenpolster angelegt war, das noch nicht hineingewachsen war; dagegen fehlte drittens dieser Neubildung (in Fig. 10) die, bei der normalen Regeneration unterhalb des Kernwulstes (*e*) vorhandene untere Längseinsenkung, wie sie Figur 5 in p_2 aufweist; ein Beweis dafür, daß eine untere Schwanzborte bei diesem Regenerat nicht gebildet wurde. Beim weiteren Fortwachsen (Fig. 11) behielt darauf das neu entstehende Schwanzende diese ursprüngliche Form ununterbrochen bei, bildete also auch später nicht eine untere Borte aus, dagegen die obere in normaler Weise. Außerdem aber fand sich am unteren Rand dieser Neubildung auch zuletzt nicht die Spur eines gelbroten Schwanzbodenwulstes ein, sondern die Haut blieb hier, was sie — als Auswuchs aus der Haut der Schwanzseitenflächen — von Anfang an war, schwarz und von zahlreichen Runzeln durchzogen. Daraus folgt also: An dieser Ersatzschwanzspitze fehlen, wie bereits angegeben, vollständig das untere Bortenpolster und der gelbrote Bodenwulst. Wegen dieser eigenartig mangelhaften Ausbildung aber könnte deshalb wohl dieser Schwanz als Krümper- oder Notschwanz bezeichnet werden.

Bestätigt werden diese Angaben, die schon aus der Entwicklung der äußeren Gestalt des Schwanzes abzulesen waren, im übrigen auch noch im ganzen Umfang durch eine Röntgenaufnahme dieses Schwanzes und durch Mikrotomquerschnitte durch ihn, welche letzteren — wie

auch den in Figur 1 abgebildeten — Herr Dr. Grünberg (Berlin) so freundlich war, für mich anzufertigen. Das Röntgenbild zeigt deutlich die nachgewachsenen Wirbel in diesem Schwanz, die wesentlich kleiner und viel weniger verkalkt sind als die normalen und von diesen in einem schwachen Bogen abgehen, der seine Ausbuchtung nach oben richtet. Sie ziehen ferner ganz dicht am unteren Saum ihrer Hauthülle hin, während über ihnen ein richtiges Bortenpolster entlang streicht. — Die Mikrotomquerschnitte durch den Schwanz, von welchen Figur 2 einen darstellt, zeigen über dem Schwanzkern, der aus Schwanzmark (*f*), Wirbel (*g*) und Muskeln (*e*) besteht, ein richtiges oberes Bortenpolster (*d*), das allerdings sehr stark von oben nach unten zusammengedrückt ist, aber aus einem Mittelstrang faserigen Bindegewebes besteht, zwischen dessen Seitenästen, die zweiseitig ausstrahlen, große Lücken liegen, die mit Gallerte angefüllt sind. Seitlich vom Schwanzkern aber und unter demselben (in *h*) bildet das Unterhautbindegewebe nur eine einzige, perlschnurartig angeordnete Reihe von Gallertlücken, d. h. eine einfache Kerndecke, wie sie auch Figur 1 in *g* aufweist; es fehlt also diesem Schwanzquerschnitt und damit dem Schwanzteil, dem er entnommen ist, vollständig ein unteres Bortenpolster. Auch zeigt dieser Querschnitt des Schwanzes, daß die Haut, der er entnommen ist, durchweg schwarz gefärbt war, denn in seinem ganzen Umfang stößt die Lederhaut (*c*) mit tiefschwarzen Chromatophoren an die Epidermis (*b*). [Daß, nebenbei bemerkt, in diesen Querschnitten die Epidermis ohne Palisadenzellen ist, kann auf sekundären Verbildungen der Epidermis beruhen; da die Haut dieses Tieres, als es noch lebte, aus Versehen etwas angeätzt wurde.]

Dann fällt an diesem Schwanzende (Fig. 11) noch auf, daß seine äußerste Spitze hakenartig nach links verbogen worden ist und daß sich gleichzeitig die Firste der Neubildung eine Strecke weit nach dieser Seite mitumgelegt hat. Der Entstehungsgrund dieser Verbildungen aber war folgender: Als das Kernregenerat dieses Ersatzschwanzes in den oberen Bortenzipfel eindrang, mußte es mit dem daselbst bereits vorhandenen oberen Bortenpolster um Raum kämpfen; es war dabei zwar siegreich und drängte vermittels der Spitze das Bortenpolster zurück, aber der Gegendruck, den es dabei vom Polster erhielt, verbog seine Spitze in der nunmehr noch vorliegenden Form. — Aus der Verbiegung dieser Spitze aber geht anderseits hervor, daß der Molchschwanz sein verlorenes Ende genau so regeneriert wie der Eidechsenschwanz, d. h. es werden von der Haut des Ersatzschwanzes

zuerst die Basalpartien angelegt, dann die den Basalpartien benachbarten, bis zum Schluß die Spitze erscheint, während dagegen vom Skeletgewebe des Ersatzschwanzendes zuerst die Spitzenpartie angelegt wird und dann nacheinander die immer mehr kopfwärts liegenden Partien, die vorderste also zuletzt.

Während also an diesem Schwanz der obere Bortenzipfel (Fig. 9: *b*) zu einem Schwanzersatzstück von 23 mm auswuchs, ging dagegen der untere Bortenzipfel (Fig. 9: *d*) in seiner Längsentwicklung (wie Fig. 10 zeigt) nicht wesentlich über 2 mm hinaus; ein neuer Beweis dafür, daß der obere Bortenzipfel nur durch das Hineintreten des Skeletregenerats zu seiner extremen Entwicklung veranlaßt worden ist. — Anfänglich war dann das Schwanznotende vom unteren Bortenzipfel (*d*) durch den Schlußrand des Schwanzrestes (*c*) getrennt, später wuchsen die ersteren dann gegeneinander vor, während der Schlußrand (*c*) in gleichem Verhältnis an Höhe verlor und zum Schluß ganz verschwand, worauf das Ersatzstück des Schwanzes und der untere Bortenzipfel zu einer Einheit verwuchsen.

Dabei wäre noch folgendes zu beachten: Der untere Bortenzipfel (Fig. 9: *d*) trägt hier wie bei dem vorher beschriebenen Tier ein Regenerat (*f*) des gelbroten Schwanzbodenwulstes (*g*), das anfänglich schwarz gefärbt ist, später sehr langsam Gelbrotfarbe annimmt. Dieses Wulstregenerat nun hört aber bereits dann in die Länge zu wachsen auf, wenn das Schwanzersatzstück mit dem unteren Bortenzipfel verwachsen ist und zwar einfach deshalb, weil die Hauthülle des Schwanzersatzstücks nur Spitzenwachstum besitzt, also dem unteren Bortenzipfel durch das Verwachsen mit ihr kein Antrieb zum Längenwachstum mitgeteilt wird.

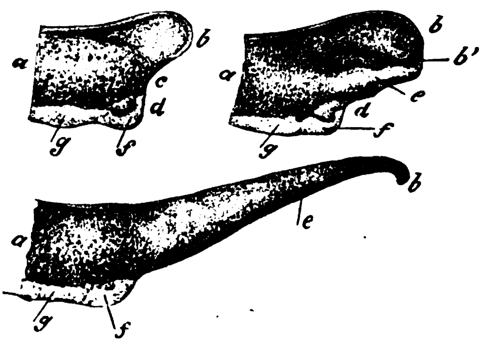
In bezug auf den Kampf der Gewebe in einem Regenerat aber ergibt speziell dieses Tier folgendes: Das Auswachsen seines oberen Bortenzipfels zum Schwanzersatzstück ergibt deutlicher, als es in dieser Arbeit bisher bewiesen werden konnte, daß durch das Kernregenerat des Schwanzes und in letzter Instanz durch die darin enthaltene Skeletneubildung das wirkliche Längenwachstum des ganzen Schwanzregenerats hervorgerufen und reguliert wird; daß vor allem der Haut Selbständigkeit in dieser Beziehung nicht zukommt und es ergibt sich zweitens, daß in dem Regenerat der Schwanzhaut die Befähigung zur Schwanzspitzenbildung nicht lokalisiert ist, sondern daß allem Anschein nach, jede Partie dieser Hautneubildung die Fähigkeit hat zu einer neuen Schwanzspitze auszuwachsen, wenn das Kernregenerat sie zwingt, es zu tun. — Es zeigt sich drittens, daß

die Bortenpolster des Schwanzes den Antrieb zu ausgiebigem Längenwachstum, ebenso wie die Haut, vom Schwanzskeletregenerat empfangen und zwar scheinen in letzter Instanz Hohlräume, die in Berührung mit ihnen stehen, als Regeneralantriebe auf sie zu wirken.

Belegling 3 (Fig. 12—14).

Bei dem operierten Tier Nr. 3 (Fig. 12—14) entstand ein Krümperschwanz wie bei dem vorigen durch Fortbildung des oberen Bortenzipfels (*b*) zu einem solchen. Dabei waren die Entwicklungsvorgänge aber so sehr ähnlich den eben beschriebenen, wie schon die Betrachtung der Figuren (9—14) ergibt, daß eine eingehende Beschreibung dieser Vorgänge unnötig erscheint, denn auch hier drang das Kernregenerat (*e*) zum Schluß in den oberen Bortenzipfel (*b*) hinein, drängte sich zwischen dem unteren Hautsaum desselben und dem darüber liegenden Regenerat des oberen Bortenpolsters (*b'*) mühsam hindurch und trieb dann den Hauthinterrand des Zipfels zu einem neuen Schwanzendstück aus. Infolge dieser eigenartigen Entstehungsweise fehlen dem letzteren aber sowohl das untere Bortenpolster wie auch der gelbrote Bodenwulst eines Vollregenerats. Eigenartig gerade für diese Neubildung ist dann aber noch, daß sie mit dem Schwanzreststück (*a*) einen sehr entschiedenen Winkel bildet, der schräg nach oben geöffnet ist, d. h. es ist sehr deutlich zu sehen, daß hier das Skeletregenerat, um in den darüber liegenden oberen Bortenzipfel zu gelangen, nicht in der Schwanzlängsachse auswachsen durfte, sondern schräg nach oben hin, und später hat es diese Wachstumsrichtung dann ununterbrochen beibehalten. Auch bei diesem Tier ging zum Schluß, nachdem am Schwanzrest (*a*) der Schlußrand (*c*) verschwunden war, der untere Bortenzipfel (*d*) in der Haut des Schwanzersatzendes auf und auch hier ist endlich am Schwanzersatzstück die äußerste Spitze verbogen und zwar hakenartig nach unten und diese Verkrümmung entstand an ihr als das Kernregenerat in den oberen Bortenzipfel eindrang und mit dessen Polster um Raum zu kämpfen

Fig. 12, 13 und 14.



hatte, unter dem Einfluß des von diesem ausgehenden Gegendrucks. Regeneriert sind hier an einem Schwanzrest von 6 mm Länge 20 mm; die Schwanzlänge im ganzen beträgt $25^1/_2$ mm.

Belegling 4 (Fig. 15—17).

Bei dem Artling Nr. 4 begann die Schwanznachbildung wie bei allen andern vorliegenden Versuchstieren mit dem Entstehen des oberen und unteren Bortenzipfels am Schwanzrest; später trat dann das Kernregenerat in den oberen Zipfel ein und machte ihn zu einem neuen Schwanzendstück, bei dem infolge seiner Entstehungsweise eine untere Schwanzborte und ein gelbroter Bodenwulst nicht angelegt wurden. Am unteren Bortenzipfel des Tieres (in *d*) entstand dagegen, wie bei allen derartigen Zipfeln, ein Bodenwulst-

Fig. 15.

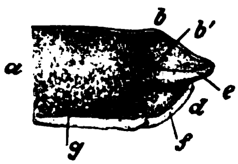


Fig. 16.

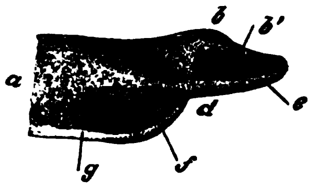
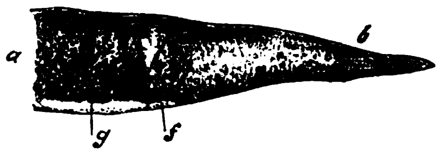


Fig. 17.



regenerat (*f*) und zwar mit ursprünglicher Schwarzfärbung. Nun verwuchsen aber drittens bei diesem Tier das neu entstehende Schwanzendstück (*b*, *b'*, *e*) und der untere Bortenzipfel (*d*) so ganz auffällig früh miteinander (Fig. 15), daß dadurch das Bodenwulstregenerat (*f*) bis ganz dicht an die neu angelegte Schwanzspitze heranreichte und es den Anschein hatte, als würde wenigstens bei diesem Tier nunmehr eine Bodenwulstfortsetzung mit dem neu entstehenden Schwanzende mitwachsen und sich vielleicht gar bis auf dessen Spitze nachträglich vorschieben. Aber der Satz, daß ein bei Schwanzspitzenregeneration beteiligter Hautbezirk ganz ausschließlich Spitzenwachstum hat, bewährte sich — trotz sehr ungünstiger Vorbedingungen — auch noch hier (Fig. 16); denn der Bodenwulst nahm auch hier durchaus nicht am Weiterwachsen des neu entstehenden Schwanzendes teil und so entstand auch hier ein Schwanzende

(Fig. 17), dem, soweit es aus dem oberen Bortenzipfel stammt, die untere Schwanzborte und der gelbrote Bodenwulst ganz fehlen. Hinzuregeneriert wurden übrigens zu diesem Schwanzrest von 9 mm Länge 18 mm.

Auch hier ist das nachgewachsene Schwanzende an der äußersten Spitze verbogen und zwar nach oben; das war besonders gut sichtbar ganz im Beginn seiner Entwicklung (Fig. 16); später wurde es undeutlicher.

Es entsteht nun die Frage, warum verwuchs bei diesem Tier das nachgebildete Schwanzende so schnell mit dem unteren Bortenzipfel? Zu antworten ist: Die bei diesem Tier am operierten Schwanzrest ursprünglich vorhandenen Hautwunden, verheilten nicht ganz so schnell, wie die der bisher besprochenen Versuchsgenossen und zwar ziemlich sicher aus dem Grunde, weil die Vernähung der Hauthülle hier lockerer ausfiel als bei den bisher untersuchten Individuen; was freilich erst später zu beweisen ist.

Belegling 5 (Fig. 18—20).

Während bei den Tieren Nr. 2—4 die Nachbildung des Schwanzendes aus dem oberen Bortenzipfel (*b*) erfolgte, hat bei diesem Tier das Kernregenerat (*e*) einen Ausweg in den unteren Bortenzipfel (*d*) gefunden und diesen dann in ein Schwanzkrümperende umgebildet. Wie die Anfangs- und mittleren Stadien dieser Zipfelumbildung zeigen, drang das Kernregenerat (Fig. 18 und 19: *e*) dabei ganz oben in den unteren Bortenzipfel (*d*) hinein und schob sich mühsam unter Spitzenverbiegung zwischen dem oberen Hautstück des Zipfels und dem darunter liegenden Bortenpolster desselben bis zum Hinterrand des Zipfels vor, um diesen dann vorzutreiben. Da aber dieser untere Bortenzipfel, wie alle andern, an seiner Unterseite mit einem Regenerat (*f*) des gelbroten Schwanzbodenwulstes (*g*) versehen war, so hat das vorliegende Schwanzersatzende an seiner ganzen Unterseite von der äußersten Spitze an einen gelbroten Bodenwulst regeneriert, dessen sämtliche Partien in ihrem Beginn immer zuerst schwarz gefärbt waren und sich dann langsam aufhellten. Dagegen fehlt diesem Schwanzkrümperende — abgesehen von seiner äußersten Spitze — ein oberes Bortenpolster, und außerdem ist an diesem Schwanz bisher eine Verwachsung des oberen Bortenzipfels (*b*) mit dem Schwanzkrümperende nicht eingetreten, der Zipfel blieb vielmehr auf dem Schwanzrücken als selbständiger, flossenartiger Wulst dauernd erhalten und rundete sich nur nach unten ein wenig ab. Regeneriert sind hier an einem Schwanzrest von 12 mm 22 mm. —

Auch in diesem Schwanz erhielt das Kernregenerat, als es in den unteren Bortenzipfel eindrang, eine Verbiegung nach oben, wie an der ganzen äußersten Schwanzspitze des Tieres zu bemerken war. Später kam dann aber an der äußersten Spitze des Schwanzkrümperendes ein oberes Bortenpolster (*h*) zur Ausbildung, ohne Zweifel dadurch, daß daselbst vom unteren Bortenpolster (*d'*) Gewebselemente rechts und links zwischen Kernregenerat und Haut als Kerndecken hinaufwuchsen, sich später über dem Kernregenerat vereinigten und dann das erwähnte Stückchen oberen Bortenpolsters (*h*) erzeugten; die höchst wichtige Folge davon aber war, daß die bis dahin nach oben verbogene äußerste Schwanzspitze des Tieres sich nunmehr

Fig. 18.

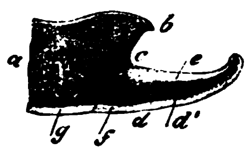


Fig. 19.

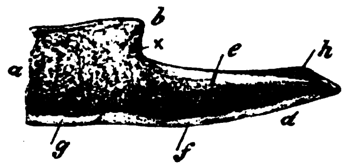
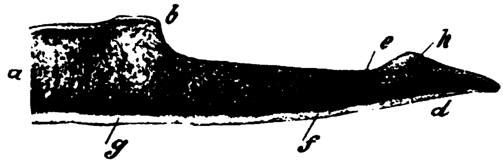


Fig. 20.



gerade richtete. Der Grund liegt darin, daß sich mit der Ausbildung des oberen Bortenpolsters die bisher abnormen Spannungsverhältnisse an der Schwanzspitze in normale umwandelten, und das obere Bortenpolster (*h*) die verbogene Schwanzspitze beim Wachsen seiner Zellen zurückdrückte, genau so wie das bereits für einen ähnlichen Fall an einem Axolotenschwanz durch den Verfasser nachgewiesen wurde und was an andrer Stelle später noch einmal ausführlich besprochen werden soll[1]).

In bezug auf den Kampf der Gewebe im Regenerat aber bestätigt speziell dieses Tier alles bisher Gefundene in ausgezeichneter Weise: denn auch bei ihm zeigt sich vor allem — und zwar in andrer Weise und an andern Stellen des Regeneralbezirks, als bei den bisher beschriebenen Tieren —, daß erstens der Schwanzhaut und den Bortenpolstern des Schwanzes kein selbständiges Längenwachstum zukommt,

---

[1]) Zoologischer Anzeiger. 1900. (XXIII.) S. 254.

sondern daß das Kernregenerat ihr Längenwachstum veranlaßt und reguliert, und zweitens, daß im Regenerat einer Schwanzhaut jede Stelle zu einer Schwanzspitze auswächst, wenn das Skeletregenerat sie dazu zwingt.

Belegling 6 (Fig. 21—23).

Bei dem letzten der vorliegenden Versuchstiere begann die Regeneration am Schwanzrest-Endrand (*a*) genau so wie bei allen bisher besprochenen, denn es entstanden auch bei ihm zuerst der obere und untere Bortenzipfel (*b* und *d*), dann aber begann der Schwanzhautrest (*c*), welcher die beiden Bortenzipfel (*b* und *d*) trennte, sehr langsam nach

Fig. 21.

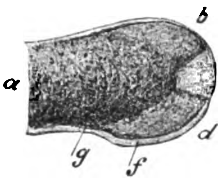


Fig. 22.

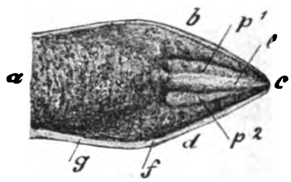


Fig. 23.



hinten hin vorzuwachsen und den Winkel, den die Bortenzipfel miteinander bildeten, auszufüllen, bis zum Schluß das Schwanzreststück an seiner Hinterseite völlig von einem halbmondförmigen Bortenfortsatz eingehüllt war. Zur Vollendung dieser Entwicklung brauchte der Schwanz aber über 2 Monate, d. h. eine Zeit, in welcher die Schwanzreste der Tiere mit Schwanzvollregeneration bereits Ersatzenden von über 1 cm Länge erzeugt hatten. Der vorliegende Schwanz aber entwickelte seinen Bortenhalbmond überhaupt so langsam, daß es den Anschein hatte, als würde außer dieser Bortenbildung an ihm nichts weiter geschehen, da aber gelang es doch noch seinem Kernregenerat (Fig. 22 *e*) im letzten Augenblick in den halbmondförmig gewordenen Bortenfortsatz einzudringen und zwar genau in die Mittellinie desselben, welche zugleich die Mittellinie des Schwanzes war. Einmal dahin gelangt (Fig. 22), schob das Kernregenerat alsbald die Hautpartie, an die es stieß, recht energisch vor sich her und legte dadurch den Grund zum Entstehn eines Ersatzschwanzendes, welches

bei seinem Weiterwachsen sofort normale Gestalt aufwies und an einem Schwanzrest von 12 mm Länge 20 mm voll-regenerierten Schwanzersatzes hervorgebracht hat.

Daß aber an diesem Schwanzrest noch ein Ersatzende von normaler Gestalt entstand, war möglich, weil hier dem Schwanzkernregenerat bei seinem Vorwachsen, wie bei normaler Regeneration, ein oberes und unteres Bortenpolster anlagen und diese dann sofort beim Vortreiben der Ersatzschwanzspitze auch ihre Regeneration in normaler Weise aufnahmen, indem sie hier wie bei echtem Spitzenwachstum in den über und unter dem Kernregenerat entstehenden Hohlraum (p^1 und p^2) hineinwuchsen. Es ist das also zugleich ein neuer Beweis dafür, wie sehr die Bortenpolster des Molchschwanzes in bezug auf Regeneration in Längsrichtung unselbständig sind und vom Vorarbeiten des Kernregenerats abhängen.

Daß es aber bei diesem Tier, wie bei allen bisher untersuchten, dem Schwanzregenerat durchaus nicht leicht wurde, zwischen den ihm anliegenden Bortenpolstern hindurchzudringen und dann eine Schwanzersatzspitze anzulegen, zeigte sich bereits beim ersten Sichtbarwerden des Kernregenerats in dem Bortenhalbmond, denn es trat in denselben bereits stark nach rechts ausgebogen ein und seine Spitze schob dabei unter Zunahme dieser Kernverbiegung, wie sich deutlich an der Hautoberseite erkennen ließ, einen Wulst von Bortengewebe vor sich her, der dann immer mehr zusammengedrückt wurde und endlich in zwei Hälften geteilt, seitlich auswich. Die Skeletspitze hat dann aber ihre, im Kampf mit den Bortengeweben erworbenen Verbiegungen — wie normal ist — im ganzen Verlauf der Regeneration beibehalten und zeigt deshalb auch beim Abschluß dieser Arbeit noch zwei Verbiegungsschleifen, die unmittelbar aufeinander folgen.

Zum Schluß wäre noch zu bemerken:

Für die Erscheinung, daß es hier dem Schwanzkernregenerat im letzten Augenblick noch gelang, genau in der Richtung seines Muttergewebes vorzudringen und darauf ein normales Schwanzende zu regenerieren, dürfte als Entstehungsursache anzusehen sein, daß bei diesem Tier nach dem operativen Herstellen des Schwanzkernrestes und seiner beiden künstlichen Hautanhänge, diese letzteren ohne Absicht an ihrer Hinterwand nicht fest genug vernäht wurden. Infolgedessen erzeugten die beiden Hautlappen bei ihrem späteren Aneinanderwachsen einen relativ großen Streifen neuen Hautgewebes zwischen sich und dieses war nun infolge seiner Größe und Jugend so elastisch, daß es durch die Regenerate der Kerndeckzellen, d. h.

durch jene Bortenzellen, welche den Schwanzkern rechts und links bedecken, vorgetrieben und zu einem besonderen Bortenabschnitt (*c*) zwischen den beiden Bortenzipfeln des Schwanzes (*b* und *d*) umgewandelt wurde. In den Hohlraum aber, der dabei zwischen den beiden Regeneraten jener Kerndeckzellen (infolge des Zwischenliegens des Schwanzkerns) passiv entstand, wuchs dann das Kernregenerat des Schwanzes, dem damit Wachstumsfreiheit wurde, hinein; es gelangte ferner in diesem Hohlraum (*c*) zu dem hinteren Hautsaum dieses Bortenabschnitts und konnte so durch diese Art glücklichen Zufalls, wenn auch erst nach Monaten, das fehlende Schwanzende des Tieres in normaler Weise regenerieren.

Aus diesem Beispiel aber ergibt sich dann für die vorangehend besprochenen Schwanzformen noch folgendes:

Sind bei einem Schwanzrest die überragenden Hautlappen an ihren Schlußrändern nur locker vernäht worden, so findet durch zu frühes Verheilen der Haut starke Hemmung der Kernnachbildung und monatelange Hemmung der eigentlichen Schwanzregeneration und dann doch noch Verlauf derselben in normaler Weise statt. — Bei festerem Vernähen der Schlußränder der Hautlappen kann das Schwanzkernregenerat dagegen nicht mehr den vor ihm liegenden Hautwall vor sich herschieben, es sucht dann einen Ausweg in einen der mittlerweile entstandenen Schwanzbortenzipfel und erzeugt regenerell ein abnorm angelegtes und nicht vollwertiges Schwanzende, d. h. ein richtiges Krümper- oder Notende. Durch ein sehr festes und gutes Vernähen der Schlußränder der Wundlappen aber wird das Schwanzkernregenerat an jeder Regeneration verhindert, damit wird zugleich aber auch in der begonnenen Schwanzneubildung die Befähigung zum Längenwachstum unterdrückt und der Schwanz des Tieres bleibt deshalb ein experimentell fixierter Stummelschwanz. Also wird bei diesem Experiment die Regeneralkraft des Molchschwanzes proportional der Güte der Hautvernähung und proportional der davon abhängigen Beschleunigung der Hautverheilung geschwächt, bis sie bei einem bestimmten Beschleunigungsoptimum der Hautverheilung überhaupt nicht mehr in Tätigkeit zu treten vermag.

Es ist nun aber natürlich klar, daß eine Hautvernähung und eine dadurch hervorgerufene schnelle Verheilung einer Hautwunde nicht als unmittelbare Veranstalter der Wachstumshemmung des zugehörigen Schwanzkernregenerats ausgegeben werden können; sondern sie wirken, indem sie das Hautregenerat, das hier zwischen den

Wundrändern angelegt wird, in folgender Weise über die Eigenschaften hinaustreiben, die es bei Vollregeneration besitzen würde:

Bei all den vorliegenden Schwänzen bedurfte es zur Verheilung der Hautwunde nur sehr kurzer Zeit, zweitens wird in dieser Zeit in all diesen Schwänzen ein Hautregenerat von nur ganz geringem Umfang erzeugt, das schon infolge seiner geringen Größe sehr viel geringere Elastizität besitzt, als das viel ausgedehntere, das bei einer Vollregeneration in Tätigkeit tritt. Es hat aber außerdem das Hautregenerat, das hier vorliegt, durch sein schnelles Entstehn noch Zeit, sich stark zu verdicken, bevor das Kernregenerat an dasselbe stößt und büßt bis dahin also von seiner schon anfangs schwachen Zugelastizität noch bedeutend ein; während ein, der Vollregeneration eines Schwanzes dienendes Schwanzhautregenerat sehr viel weniger an der Berührungsstelle verdickt ist, wenn es mit einem gleich starken Kernregenerat, wie das eben erwähnte, in Kampf gerät. Das vorliegende Hautregenerat hat also durch das Vernähen und die daraus folgenden Entwicklungsvorgänge viel mehr Widerstandskraft gegen Zugdehnung erworben, als jenes Hautregenerat besitzt, welches nach Verlauf derselben Entwicklungszeit bei größerem Umfang und in geringerer Dicke für Vollregeneration eines Schwanzes in Verwendung tritt; und aus diesem Grund geht hier das durch Vernähung entstandene Hautregenerat siegreich aus dem Kampf hervor, den es mit seinem Kernregenerat auszufechten hat, das seinerseits dagegen bei Vollregeneration gegenüber der Haut siegreich sein würde, weil ihm alsdann eine gleiche Stoßkraft, wie bei Hautvernähung, zum Angriff gegen eine viel weniger dehnungsfeste Hautstelle zur Verfügung stände.

Zusammenfassung.

An Molchschwänzen, die nach Abschneiden der Spitze so hergerichtet wurden, daß ein Hautring die Wundstellen der übrigen Schwanzgewebe überragte, worauf der Hautring vernäht wurde und so lange vernäht blieb, bis die Hautwunde auf Dauer verheilt war, ergab sich folgendes:

1) Die Gewebe, welche gezwungen sind, gemeinsam ein Regenerat aufzubauen, sind bei dieser Arbeit bis zu einem gewissen Grad unabhängig voneinander und können deshalb dabei sogar in Kampf miteinander geraten.

2) Arbeiten Gewebe bei gemeinsamem Regenerat-Aufbau miteinander in bestimmter Harmonie, so entsteht ein Vollregenerat.

3) Ist beim Regenerat-Aufbau der Kampf zwischen den beteiligten Regeneranten von größtmöglicher Heftigkeit, so verhindert er jedes Regenerat-Entstehn und in weniger extremen Fällen ergibt er Stümper- oder Notregenerate, d. h. Regenerate, welche nur einen Teil der Charaktere des betreffenden Vollregenerats besitzen.

4) Bei Molchen entstehen — infolge des Kampfes der Regeneralgewebe aus einer zum Regenerieren geeigneten Querschnittwunde — Dauerkurzschwänze, wenn die Hautlappen der Wunde schon verheilt sind, ehe die andern Gewebe zu regenerieren begonnen haben; bei mäßig vorschnellem Verheilen dieser Hautlappen entstehen Stümperschwänze; sehr wenig vorschnelle Hautlappenverheilung aber ergibt nach sehr verspätet einsetzender Entwicklung Schwanzvollregenerate mit vermindertem Längenwuchs. Also wird bei diesem Experiment die Regeneralkraft des Molchschwanzes proportional der Güte der Hautvernähung und proportional der davon abhängigen Beschleunigung der Hautverheilung geschwächt, bis sie bei einem bestimmten Beschleunigungsoptimum der Hautvernähung und -verheilung überhaupt nicht mehr in Tätigkeit zu treten vermag. Die Hautvernähung und schnelle Hautverheilung sind aber nicht die direkten Ursachen der Vernichtung der Regeneralkraft des Schwanzes, sondern sie wirken nur indirekt, indem durch sie das Hautregenerat, das unter ihrem Einfluß entsteht, unter Wachstumsbedingungen gebracht wird, die ihm zum Schluß gestatten, mit viel mehr Widerstandskraft gegen Zugdehnung in den Kampf gegen das Kernregenerat einzutreten, als diesem bei Vollregeneration von dem zugehörigen Hautregenerat entgegengesetzt wird.

5) Schwanzvollregenerate an Molchschwänzen entstehen, wenn das Haut-, Unterhautbindegewebe- und Kernregenerat einer Schwanzwunde ohne Kämpfe miteinander, zur Ausbildung kommen.

6) Das Längenwachstum eines Schwanzregenerats wird allein durch sein Skeletregenerat hervorgerufen und reguliert.

7) Dem Schwanzhautregenerat fehlt jede Befähigung zu selbständigem Längenwachstum; es wird durch die dahinter liegende Skeletneubildung zur Verlängerung gezwungen, indem es durch deren Vorwachsen zuerst passiv ausgedehnt wird und diese Verlängerung dann aktiv durch intercalares Wachsen dauerfest macht.

8) Zugeinfluß erzeugt in Schwanzhautregeneraten intercalares Längenwachstum.

9) Im neuen Hautüberzug einer Schwanzquerschnittwunde ist die Befähigung zur Schwanzspitzenbildung nicht lokalisiert; jede

Partie dieser Hautneubildung hat die Fähigkeit, zu einer Schwanzspitze auszuwachsen, wenn das zugehörige Schwanzregenerat sie zwingt, es zu tun.

10) Das Unterhautbindegewebe des Schwanzes, selbst in der Form der Bortenpolster, hat in seinen Regeneraten nur ganz geringe Befähigung zu selbständigem Längenwachstum. Es empfängt den Antrieb zu ausgiebigem Längenwachstum vom Skeletregenerat, indem dieses ihm durch Vortreiben der Haut die Hohlräume öffnet, in die es hineinregenerieren kann.

11) Das Skeletregenerat des Schwanzes ist nicht imstande, regeneriertes Schwanzbortengewebe zu durchbrechen; es verbiegt sich daher mehr oder weniger, wenn seine Spitze an ein solches stößt.

12) Wie bei den Eidechsen werden auch bei den Molchen von der Oberhaut des Schwanzersatzstücks zuerst die Basalpartien angelegt, dann die den Basalpartien benachbarten Mittelzonen und zum Schluß erst die Endpartie. Genau so verhält sich das Unterhautbindegewebe des Schwanzes. Vom Skeletregenerat des Schwanzersatzstücks dagegen wird zuerst die Endpartie angelegt, dann kommen nacheinander die immer mehr kopfwärts liegenden Partien zur Entwicklung; die Basalpartie also zuletzt.

Ein anatomischer Beitrag zur Kenntnis des Wachstums im Bereiche angeborener Defekte

nebst einschlägigen Bemerkungen über Inaktivitätsatrophie der Knochen in der Wachstumsperiode

auf Grund der

Beschreibung des Rumpfskeletes eines Erwachsenen mit lateraler Thoraxspalte[1]).

Von

Prof. Dr. **G. Pommer.**

(Aus dem patholog.-anatom. Institut der k. k. Universität Innsbruck.)

Mit Tafel XIII.

Eingegangen am 2. Juli 1906.

Inhaltsübersicht.

[1]) Vorläufig mitgeteilt in der Sitzung der Innsbrucker wissensch. Ärztegesellschaft vom 3. März 1906.

Das Präparat, dessen Beschreibung in diesen Blättern vor allem beabsichtigt ist, fand ich seinerzeit bei der Übernahme der Sammlung des Innsbrucker pathologisch-anatomischen Institutes (1887) ohne jegliche Angabe und Bezeichnung vor.

Es war leider weder über die Geschichte des betreffenden Falles, noch über den Obduktionsbefund, noch darüber eine Nachricht zu erlangen, unter welchem der früheren Vertreter des Faches in Innsbruck, ob unter Reg.-Rat Professor Dr. FERDINAND SCHOTT oder bereits früher unter Hofrat Prof. Dr. R. v. DANTSCHER, die Sammlung der Lehrkanzel für pathologische Anatomie in den Besitz dieses seltenen Objektes gelangt ist.

Die Zahl der Fälle von lateraler Thoraxspalte, die bisher veröffentlicht sind, erfuhr erst in den letzten Jahren eine Steigerung, so daß ich im ganzen 16 Fälle in Originalmitteilungen zum Vergleiche heranziehen konnte.

In den meisten dieser Mitteilungen aber ist nur über den am Lebenden aufgenommenen Befund berichtet; nur von wenigen Fällen ist eine Beschreibung oder bildliche Darstellung des anatomischen Verhaltens der betreffenden Skelet- und Muskelgebiete gegeben.

Schon mit Rücksicht auf diese Sachlage und in Anbetracht des Interesses, welches dem Gegenstande wegen der nahen Beziehungen der lateralen Thoraxspalte zu andern Entwicklungsstörungen[1]) zukommt, scheint eine Beschreibung des besagten Präparates[2]) nicht ungerechtfertigt.

Im besonderen aber möchte ich sie damit rechtfertigen, daß das Präparat bei näherer Untersuchung einen bedeutsamen Einblick in die Wachstumsvorgänge im Bereiche angeborner Defekte und überhaupt in die Momente gewährt, die für das Wachstum der Knochen von Belang sind.

Meine nächste Aufgabe wird sein, die Befunde zu beschreiben, die das Präparat darbietet. Daran soll sich dann der Versuch anschließen, unter Berücksichtigung der einschlägigen Literaturangaben die Frage der Entstehung der nachgewiesenen Veränderungen zu erörtern. —

---

[1]) So zu denen der Brust- und der Zwischenrippenmuskeln, sowie zu den Entwicklungsstörungen der Brustdrüse, der allgemeinen Decke des Brustkorbes und zu denen der oberen Extremitäten.

[2]) Das jetzt im Kataloge der Sammlung des Innsbrucker pathol.-anatom. Institutes die Nr. M 59 trägt.

Wie die in Fig. 1 gegebene Vorderansicht des Präparates[1]) erkennen läßt, ist die rechtseitige Brustwand von einer großen, eiförmig gestalteten Lücke eingenommen, die bei einer größten Breite von 12 cm, eine Länge von 20 cm hat.

In ihrem Bereiche fehlen die vorderen Körperteile und die Knorpel der 2., 3. und 4. Rippe, sowie der vorderste Körperteil der 5. Rippe.

Es ist von der 2. rechten Rippe nur ein 12,5 cm langes Stück ausgebildet, das sich mit seinem vorderen spitzen Ende, 2 cm entfernt von den Incisura clavicularis dextra des Brustbeines, an die 1. rechte Rippe anlegt.

Von der 3. Rippe und von der 4. ist nur je ein beiläufig 9 cm langes Stück entwickelt.

Das ebenfalls spitz auslaufende vordere Ende der 3. Rippe liegt, angeschmiegt an die 2. Rippe, beiläufig 5 cm entfernt von der Endspitze der letzteren.

Die 4. Rippe endet frei in Form eines querabgesetzten Stumpfes.

Das von den hinteren Teilen der 5. Rippe vorhandene 13 cm lange Stück liegt, allmählich sich zuspitzend, der 6. Rippe nahe an. Außerdem ist eine zur 5. Rippe gehörende Knorpelspange von 10 cm Länge vorhanden; diese erstreckt sich oberhalb des 6. Rippenknorpels hin und steht, während sie lateralwärts in einem spitzen Ende ausläuft, in medianer Richtung mit einer dem rechten unteren Rande des Brustbeinkörpers ziemlich beweglich anhaftenden dünnen Knorpelplatte von 5 cm Länge und 2—3 cm Breite in Zusammenhang.

Oberhalb dieser knorpeligen Gebilde, die übrigens gleich den anschließenden Teilen des rechten knorpeligen Rippenbogens in schräger Richtung nach vorn und außen stark vorspringen, wird die Thoraxlücke medialwärts von dem verhältnismäßig tief zurücktretenden rechtseitigen Rande des Brustbeines begrenzt. Dieser Rand entbehrt infolge des Fehlens der betreffenden Rippenansatzstücke auch der costalen Incisuren und erstreckt sich in einem flachbuchtigen Einschnitt glatt zugeschärft bis zur Ansatzstelle der 1. Rippe hinauf.

---

[1]) Es sei hier erwähnt, daß das Präparat, wie die Figuren 1 und 3 ohne weiteres erkennen lassen, besonders im Gebiete der Schulterblätter unvollständig maceriert ist, was für die Aufnahme von Befunden betreffs der Lage der Schulterblätter großen Wert besitzt. Ungünstig erweist sich aber dieser Umstand begreiflicherweise für eine eingehende und genaue Messung und Darstellung des Gebietes der Schulterblattfortsätze, das in den photographischen Aufnahmen der Figuren demgemäß keine klaren Begrenzungslinien zeigt.

Außerdem läßt aber eine nähere Betrachtung des Nachbargebietes der Thoraxlücke bzw. der Rückenseite des Präparates (vgl. Fig. 1 u. 2) eine Anzahl besonderer Veränderungen wahrnehmen, so am Brustbein: Abweichungen von der Norm in betreff der Maße und der Lage, weiter eigentümliche Verkrümmungen; an den der Thoraxlücke benachbarten Rippen und betreffs der Schlüsselbeine und Schulterblätter beider Seiten: Längenunterschiede und zum Teil auch Dickenab- und auch Dickenzunahme (welch letztere am Schlüsselbein — s. Fig. 1 — beim ersten Blick ohne weiteres auffällt); ferner auffällige Verschiedenheit der Schulterblätter bezüglich ihrer Höhenlage bei besonderer Annäherung beider an die Mittellinie; endlich skoliotische Verkrümmungen in mehreren Gebieten der Wirbelsäule.

Was zunächst die unterhalb der Thoraxspalte folgenden Rippen anlangt — deren hintere Anteile (vgl. Fig. 2) einen größeren weiteren Bogen beschreiben, als die der entsprechenden Rippen der linken Seite — so besteht hier in betreff der Breite und Stärke der Rippenspangen zwischen den beiden Seiten kein besonders auffälliger Unterschied. Diese Anteile liegen auch im allgemeinen rechterseits nur um weniges enger als links, wie dies dem geringen Grade der später noch zu erörternden Skoliose der Wirbelsäule entspricht.

Viel ausgeprägtere Veränderungen sind aber an den knapp aneinandergelagerten seitlichen Teilen der 6., 7. und 8. rechten Rippe zu bemerken, indem sie auf diese Strecke hin zu dünnen, teils gerundeten, teils kantigen Stäben atrophiert sind (vgl. Fig. 1).

An dem betreffenden Körperteil der 6. rechten Rippe zeigt sich überdies, soweit sie die Thoraxlücke direkt begrenzt — also im Bereiche des an der 5. Rippe bestehenden Defektes — eine auffällige bogige Eintiefung und Verschmälerung.

Besonders beachtenswert ist aber, daß man an diesen Rippen, wenn man sie mit den entsprechenden der linken Seite vergleicht, eine bedeutende Verkürzung nachweisen kann, die am Knochenteile der 6. rechten Rippe 45 mm, bei der 7.: 20, bei der 8. Rippe 15 mm beträgt. Die Messungen ergaben (unter Anlegung des Maßbandes an die Innenfläche der Rippen):

		rechts:	links:
für die:	6. Rippe	300 mm	345 mm
	7. -	325 -	345 -
	8. -	320 -	335 -

Mit der 9. Rippe, deren Knochenkörper beiderseits beiläufig gleich lang ist und 300 mm mißt, endet nach unten zu das Gebiet, innerhalb dessen auffällige asymmetrische Verhältnisse, im besonderen durchgreifende Verschiedenheiten der Länge bestehen.

Die Knorpel der verkürzten Rippen an sich weichen, das sei hier hervorgehoben, bezüglich ihrer Länge nicht von den entsprechenden der andern Thoraxseite ab.

Sehr auffällig und von Einfluß für die Ausbildung weiterer asymmetrischer Verhältnisse ist, daß die 1. rechte Rippe um 15 mm hinter der Länge der linken 1. Rippe zurückbleibt: Wenn man den (übrigens völlig verkalkten bzw. verknöcherten) Knorpel dieser Rippe in die Messung einbezieht und die innere konkave Krümmungslinie mißt, so läßt sich rechts eine Länge von 115, links von 130 mm feststellen; bei Messung der äußeren konvexen Krümmungskante ergeben sich die Zahlen: 165 bzw. 180 mm.

An dieser Verschiedenheit beteiligt sich im besonderen der Halsteil der ersten Rippen in der Weise, daß er rechts 35 mm, links 40 mm mißt.

Der Verkürzung der rechten ersten Rippe entspricht eine bedeutende Verengerung der oberen Brustapertur auf dieser Seite: die Entfernung von der Mitte der Innenkrümmung der 1. Rippe (also beiläufig von der Gegend des Tuberculum scaleni) bis zur vorderen Grenze der Fovea costalis superior des 3. Brustwirbels beträgt rechts 35 mm, links 47 mm.

Ganz besonders auffällig verändert erscheint das Brustbein: es zeigt eine Verkürzung auf beiläufig 15 cm und läßt nur eine geringe Ausbildung des Proc. xiphoides bemerken. Überdies fällt auch die auf eine lange Strecke hin gegebene beträchtliche Breitenentwicklung seines Griffteiles (bis auf 8 cm) und seines unteren Körperabschnittes (bis auf 5 cm) anderseits seine geringe (im Gebiete des flachbuchtigen Körpereinschnittes von 8 mm bis auf 2 mm herabgehende) Dicke auf, vor allem aber die Verschiebung seiner unteren Anteile nach rechts hin und die damit zugleich einhergehende schräge Lage, sowie verschiedengradige Schiefstellung und Vorwölbung der einzelnen Gebiete der Brustbeinplatte, durch die der Eindruck einer schraubenförmigen Drehung gegeben ist.

In dieser Beziehung verweise ich auf Fig. 3, eine Aufnahme des horizontal liegenden Objektes von oben und zugleich auch etwas von rechts her. Im einzelnen betrachtet erscheint dabei am auf-

fälligsten eine Vorwölbung des linken Sternum-Randgebietes nach aufwärts von der 6. Rippe; diese Vorwölbung tritt unter Beteiligung der Rippenknorpelansätze am stärksten in der Gegend der 3. und 2. linken Rippe hervor. Damit ist dem Körper des Brustbeines eine schräge Wendung aus der frontalen Lage zur Sagittalebene verliehen; das Griffgebiet des Brustbeines ist aber daran weniger beteiligt, und im Bereiche der linken 1. Rippe zeigt sich die Vorwölbung bereits erheblich verringert.

Im rechtseitigen Gebiete des Sternums ist besonders auffällig eine muldige Einsenkung seines unteren Körperteiles in der Nachbarschaft des 7. und 6. rechten Rippenknorpels auf beiläufig 1,5 cm Tiefe und zwar um so mehr auffällig, da — wie schon erwähnt wurde — die genannten Rippenknorpel und auch die nach unten sich anschließenden Teile des rechten Rippenbogens stark vorragen.

Im Vergleiche zum vorgewölbten linkseitigen Sternumgebiet liegt auch der obere rechtseitige, flach bogig eingeschnittene Randteil um 1—1,5 cm tiefer. Von diesem oberen Gebiet des Körperteiles nach aufwärts verringert sich die Einsenkung allmählich, und der anstoßende rechtseitige Griffteil tritt sogar im Gebiete zwischen der rechten 1. Rippe und der rechten Clavicula unter Verbreiterung dieser Strecke ein wenig stärker hervor als das Gebiet des Griffes im Bereiche der linkseitigen 1. Rippe, wodurch der besagte Eindruck einer schraubenförmigen Drehung des Brustbeines vervollständigt wird.

Die erwähnte Verbreiterung des rechtseitigen Griffteiles des Sternums ist in dem Maße vorhanden, daß die Entfernung des unteren Endpunktes der Incisura costalis des Manubrium von der Mitte der Incisura clavicularis rechts 35 mm, links 29 mm beträgt.

Bei alledem liegen aber die zwei Clavicular-Incisuren einander so nahe, daß die Entfernung der Sternalenden der Schlüsselbeine voneinander kaum 1 cm mißt.

Gleichwie an den der Thoraxspalte nach oben und unten benachbarten rechten Rippen und an dem Brustbein so ist auch an der rechten Clavicula und an dem Plattenteile der rechten Scapula und an ihrer Schultergräte eine deutliche Verkürzung nachweisbar.

Die Länge des rechten Schlüsselbeines bleibt um 15 mm hinter der des linken zurück, indem ersteres nur 160 mm, dieses 175 mm mißt; und an dem rechten Schulterblatt besteht eine Verschmälerung bzw. Verkürzung um 9 bzw. 12 mm, indem es von der Mitte des hinteren Randes der Gelenkgrube bis zum medialen Ursprungspunkt der Schultergräte rechts 114 mm, links 123 mm,

bzw. vom unteren Winkel zum medialen rechts 160 mm, links 172 mm mißt.

Die Crista scapulae hat rechts eine größte Höhe von 34 mm, während die linke, übrigens viel massigere, 37 mm hoch ist. Dabei ist an der rechten in der Nähe ihres medialen Ursprunges eine Verbreiterung und Abdachung gegen die Fossa infraspinata hin bemerkbar.

Wie im übrigen die Abbildung der Rückenansicht des Präparates, die Fig. 2, erkennen läßt, fällt hierbei auch besonders eine knappe Annäherung der Schulterblätter an die Mittellinie und vor allem, bei Betrachtung der Wirbelsäule, im unteren Teile ihres Brustgebietes eine deutliche Konkavität nach rechts auf; hingegen sind die Dornfortsätze vom 10. Brustwirbel an in zunehmender Stärke bis beiläufig zum 5. herauf nach links, also nach der Seite der Konvexität gewendet.

Diese Wendung nach links zeigen auch die oberen Dornfortsätze der Brustwirbelsäule und zwar in dem Maße, daß sie, besonders der 4. und 3., über den medialen Rand des linken Schulterblattes und auch über den Randteil seiner Spina auf mehr als $^1/_2$ cm weit hinübergeneigt sind.

Diese Dornfortsätze lassen dabei gemeinsam mit denen der obersten Brustwirbel, unter Beibehaltung einer, aber mäßigeren Neigung nach links, eine zwar geringgradige aber deutliche Krümmung mit der Konvexität nach rechts bemerken.

An der Halswirbelsäule ist eine gegenteilige nach rechts konkave Krümmung angedeutet, jedoch auch hier unter Wendung der Dornfortsätze gegen links, wobei auffällt, daß am 2., 3. und 5. die rechtseitige, am 4. jedoch die linkseitige Zacke der gabelförmig gespaltenen Dornfortsätze eine stärkere Längenausbildung zeigt.

An der Lendenwirbelsäule macht sich keine kompensierende Krümmung bemerkbar.

Bei der Vorderansicht erscheint die erwähnte Krümmung der Halswirbelsäule, konkav nach rechts, besonders ausgeprägt und außerdem eine Steigerung der physiologischen Lordose gegeben; es zeigt sich hier (vgl. Fig. 1) auch eine entsprechende Wendung der linkseitigen Querfortsätze nach vorn, der rechtseitigen nach rückwärts, wobei zu bemerken ist, daß die letzteren kompakter und massiger, aber etwas niedriger als die linkseitigen erscheinen.

Die besagte Wendung nach vorn ist auch noch an dem stärkeren Vorragen des Köpfchens der linkseitigen ersten Rippe erkennbar.

An der Brustwirbelsäule ist bei Vorderansicht hauptsächlich nur die linkseitige Konvexkrümmung bemerkbar. Dieser entspricht, daß die Zwischenrippen-Abstände linkerseits im allgemeinen etwas weiter erscheinen als rechts, wie schon angegeben wurde, und wobei nicht die erwähnte knappe Aneinanderlagerung der seitlichen Teile der rechten 6., 7. und 8. Rippe zum Vergleiche in Betracht gezogen ist. Weniger entspricht dieser Krümmung der Brustwirbelsäule, daß die rechtseitigen Rippen mit Ausnahme der vier defekten, im allgemeinen, dem Anschein nach, etwas minder weit nach innen, in den Thoraxraum vorspringen, als die linken.

Wie gesagt, beschreiben ja die rechten Rippen (die mittleren im besonderen) (vgl. Fig. 2) einen weiteren Bogen, während die linken, bis auf die untersten, eine seitliche Abflachung zeigen und somit stärker nach vorn streben, wobei sie diese Richtung auf den linken Brustbeinrand übertragen und den linkseitigen Teilen des Brustbeins überhaupt jene Vorwölbung nach vorn geben, die bereits geschildert und in den Fig. 1 und 3 dargestellt ist. Sie ist, wie die nähere Betrachtung des Präparates ergibt und gleich hier bemerkt sei, namentlich im Bereiche der Strecke der Thoraxspalte, wo von rechts her dem Sternum keine Stütze geboten ist, ausgeprägt, in geringerem Maße aber in der Höhe der 1. Rippen, wo die rechtseitige immerhin, obwohl sie kürzer als die linke ist, zu Hilfe kommt.

Wie alle Abbildungen (Fig. 1, 2 und 3) ersichtlich machen, besteht eine besondere Verschiedenheit bezüglich des Standes der Schulterhöhen des Präparates: das Acrominalende des rechten Schlüsselbeines findet sich beiläufig 2 cm tiefer gelagert als das linkseitige.

Hinsichtlich des Verhaltens des rechten Schulterblattes sei hier noch nachgetragen, daß sein Acromion dem linken an Breite überlegen ist, indem es 36 mm, das linke aber 34 mm mißt; hingegen besteht, was die Maße der Gelenkgruben und der Rabenschnabelfortsätze anlangt, zwischen rechts und links kein auffälliger Unterschied: die ersteren betragen, nach der Richtung der Länge der Gelenkgruben aufgenommen 40 mm; der genannte Fortsatz ragt beiderseits in beiläufig gleich starker Entwicklung 38 mm weit vor.

Endlich ist aber noch eines besonders auffälligen Befundes zu gedenken: der stärkeren Kantenentwicklung an dem, im Vergleiche zum Verhalten des linkseitigen, weniger gekrümmten Mittelstücke des rechten Schlüsselbeines und seiner schon eingangs

erwähnten Verdickung, die besonders im Gebiet des massigen Sternalendes und auch im Mittelstück hervortritt, wo es einen Umfang von 50 mm besitzt im Vergleiche zu dem Umfang von 45 mm des linkseitigen.

Durch dieses Verhalten bekundet sich an dem rechten Schlüsselbein ein erheblicher Grad von Unabhängigkeit des Dicken- von dem Längenwachstum, da ja, wie ich bereits hervorhob, letzteres um 15 mm hinter dem des linken zurückblieb. Durch andre der dargelegten Befunde wieder wird erkennbar gemacht, daß bezüglich des Ausbildungsgrades oder vielleicht besser gesagt, bezüglich der Wachstumsgröße verschiedener Teile und Gebiete eines Knochens ebenfalls in gewissem Maße unabhängige Verhältnisse bestehen. Denn es fällt nicht minder als wie die Verdickung der verkürzten rechten Clavicula der Umstand auf, daß Gelenkgrube und Rabenschnabelfortsatz der rechten Scapula an der Verkürzung dieses Knochens nicht teilnehmen, und daß ihr Acromion sogar verbreitert erscheint. Und ebenso auffällig ist auch, daß sich die konzentrische Atrophie der verkürzten 6., 7. und 8. rechten Rippe der Hauptsache nach auf ihre seitlichen und vorderen Gebiete beschränkt, während die hinteren Anteile dieser Rippen und auch der darunter folgenden und zwar beiderseits, was Breite und Stärke anlangt, sogar auffällig entwickelt erscheinen (vgl. Fig. 2).

Es liegt nahe, zur Erklärung der bezeichneten Verschiedenheiten äußere Einwirkungen, im besonderen örtlich verschiedene, fehlende oder verringerte oder anderseits auch hochgradig kompensatorisch gesteigerte Beanspruchungen der einzelnen Knochen oder Knochengebiete bei ihren mechanischen Funktionen in Betracht zu ziehen.

Von demselben Standpunkte aus läßt sich auch ohne weiteres — wie ich zum Teil bereits andeutete — für die beschriebenen Verkrümmungen des Brustbeines bzw. für die Richtungsänderung der Dornfortsätze eine befriedigende Erklärung gewinnen. — Aber man wird sich auch nicht verhehlen dürfen, daß in vielen der Befunde, so z. B. in der Verengerung der rechten Hälfte der oberen Brustapertur, in der Verkürzung der der Thoraxspalte benachbarten Rippen, in der Verschiebung, Eintiefung und Verbreiterung des Brustbeines u. a. m. der innere Zusammenhang einer Anpassung sich bekundet, die allerdings keinen Ersatz für den gegebenen Brustwanddefekt, wohl aber eine Verringerung der durch ihn bedingten Funktionsstörungen oder -Beeinträchtigungen zu bieten vermochte.

Betrachtet man die dargelegten Verhältnisse von diesem Standpunkt aus, so erweisen sich auch Befunde, die in gewissem Maße gegensätzlich erscheinen, wie z. B. die neben der erwähnten Dünnheit des Brustbeines so auffällig hervortretende Verbreiterung seiner Knochenplatte vereinbarlich und verständlich.

Unter allen Umständen bleibt aber der Gegensatz unvermittelt, der zwischen dem durch keinen Ersatz ausgeglichenen Bildungsmangel im Bereiche des Brustwanddefektes selbst und der in andern Teilen des Thorax in verschiedener Stärke und Weise, entsprechend verschiedenen örtlichen Beeinflussungen, sich äußernden Wachstumsintensität besteht.

Bei näherer Betrachtung der ermittelten Veränderungen wird man demgemäß vor allem auf die Frage hingewiesen, wieviel von ihnen als angeboren, d. h. veranlagt, wieviel als erworben zu gelten hat.

In zweiter Linie erhebt sich dann ebensowohl für die angeborenen als für die erworbenen Veränderungen die Frage nach den Umständen, nach Art und Weise ihrer Entstehung.

Es dürfte sich empfehlen eine Grundlage zur Verfolgung dieser Fragen in den einschlägigen Mitteilungen der Literatur zu suchen.

Denn schon dem Versuche, die aufgefundenen örtlichen Wachstumsverschiedenheiten im einzelnen zu erklären, steht in vieler Beziehung der Umstand hinderlich entgegen, daß uns — mangels aller Nachrichten über den Obduktionsbefund — keine Kenntnis von dem Verhalten der Weichgebilde und der Muskeln im Bereiche und in der Nachbarschaft der Thoraxspalte geboten ist.

Besonders aber leidet die Beurteilung des Maßes der Anpassungsvorgänge, auf welche die erwähnten Befunde hinweisen, darunter, daß keine Nachrichten über die ursprünglich bei der Geburt des betreffenden Individuums gegebenen Größen- und Formverhältnisse des Defektes und seiner Umgebung vorliegen, was Vorbedingung wäre für eine eingehendere Bestimmung der während des späteren Lebens in diesem Körpergebiet erworbenen Abänderungen.

Überblicken wir die Literatur der lateralen Thoraxspalte, so erweist sich zur Einführung in die Verhältnisse, die sie im Kindesalter darbietet, besonders EPPINGERS[1]) »Anatomischer Beitrag zu der Mitteilung Prof. v. RITTERS über einen Fall von angeborener Lücke des Brustkorbes« von Belang.

---

[1]) EPPINGER, Anatomischer Beitrag usw. Österreichisch. Jahrbuch für Pädiatrik. VII. Jahrgang. 1876. Wien 1877. S. 201 ff.

Es ist in diesem Beitrag über den Obduktionsbefund berichtet, den EPPINGER an der Leiche jenes (4 Monate 12 Tage alt gewordenen) Knaben aufgenommen hat, dessen äußere Beschreibung und dessen Lebensverlauf den Gegenstand der Mitteilung RITTERS[1]) bildeten.

Die Lücke betraf in diesem Falle die linke Brusthälfte und zwar die 3., 4. und 5. Rippe, von deren Knorpel EPPINGER auch bei mikroskopischer Untersuchung der zwischen Haut und Pleura dieses Gebietes gelegenen Weichteile keine Reste antraf[2]); wohl aber gibt EPPINGER an, daß diese Rippen an ihren »vorderen stumpfen Enden von einem knorpelig fibrösen Saum bedeckt erscheinen und an der 5. Rippe sich ein solcher Saum zu einem dreieckigen Knorpelstückchen auszieht, dessen Spitze sich in der Verschlußmembran der Brusthälftelücke unmerklich verliert«[3]).

Den linken Rand des Sternums schildert EPPINGER, entsprechend dem vollständigen Mangel der Knorpelansätze der 3., 4. und 5. Rippe auf die betreffende (31 mm lange) Strecke hin ganz glatt, wobei ihm »der Umstand auffällt, daß zugleich im allgemeinen der linke Rand des Sternums sehr leicht konkav ausgeschweift erscheint«[4]).

Im übrigen gibt EPPINGER vom Sternum an, daß es »sonst ganz regelmäßig gebildet ist« und bei einer Breite von 13 mm eine Länge von 4,7 cm zeigt und daß es ferner »an dem rechten Rande die ganz gewöhnlichen und normalen Rippenansätze« besitzt, sowie daß sich auch »längs der linken Seite desselben die Ansatzknorpel der 1. und 2. und dann sämtliche von der 6. Rippe an nach abwärts normal verhalten«[5])[6]).

Die vorderen freien Enden der Knochenteile der 3., 4. und 5. linken Rippe fand EPPINGER 25, bzw. 34, bzw. 50 mm vom glatten linken Rand des Sternums entfernt[7]), durch welche Zahlen (im Zusammenhalt mit der von diesem Randteil angegebenen Länge von 31 mm) die Größe der Lücke gekennzeichnet ist.

---

1) G. RITTER, Ein Fall von angeborner Lücke des Brustkorbes. Österr. Jahrbuch f. Pädiatrik. VII. 1876. Wien 1877. S. 101ff. Taf. IV.

2) EPPINGER, a. a. O. S. 209.

3) EPPINGER, a. a. O. S. 210.

4) EPPINGER, a. a. O. S. 204.

5) EPPINGER, a. a. O. S. 204.

6) Was das Sternum anlangt, so wurde dasselbe von RITTER ohne Maßangabe als »regelmäßig geformt« und »intakt« geschildert, aber zugleich auch als »anscheinend etwas nach rechts abweichend« (a. a. O. S. 103).

7) EPPINGER, a. a. O. S. 204.

Es ist von Interesse, mit diesen Befunden EPPINGERS die einschlägigen Angaben RITTERS zu vergleichen: RITTER fand bei der Untersuchung des Kindes 10 Tage nach dessen Geburt[1]) die Lücke »im oberen Teile 1,5, in der Mitte 2 cm breit«[2]); sie war also damals um 10 bis 30 mm enger als 4 Monate später, bei der Vornahme der Obduktion durch EPPINGER.

Die Veröffentlichung EPPINGERS enthält keine weiteren Maßangaben, welche eine bestimmtere Vorstellung von den bis zu dieser Zeit im übrigen erreichten Fortschritten des Körperwachstums verschaffen würden. EPPINGER erwähnt nur, daß der Körper »eine seinem Alter entsprechende Größe und im allgemeinen auch eine entsprechende Entwicklung, allenthalben ein recht gutes Unterhautfettpolster, sehr blasse Hautdecken besaß«[3]). Nach RITTERS Mitteilung war das Kind bei jener ersten Untersuchung sehr schwach, klein und schlecht genährt gewesen; es hatte eine Körperlänge von 44 cm, einen Brustumfang in der Höhe der Papillen von 28 cm, ein Gewicht von 1950 g[4]); am 50. Lebenstage ergaben die betreffenden Messungen bei einem Körpergewicht von 3160 g die Werte von 52 cm bzw. 29 cm[5]) und zwar unter der günstigen Einwirkung der Ernährung an der Mutterbrust[6]).

Mitteilenswert ist aus dem anatomischen Beitrag EPPINGERS auch noch, daß ihm der anomal gestreckte Verlauf der Spangenenden der defekten Rippen auffiel. EPPINGER glaubt daraus und aus der erwähnten Beschaffenheit ihrer Endstücke folgern zu können, »daß sie in ihrem Längenwachstum nicht behindert worden sind«, wohl aber aus ihrer normalen Richtung deshalb abgewichen waren, weil »die sie mit dem Sternum verbindenden Leitspangen verloren gegangen sind«[7]).

Aus dieser lokalen Beschränkung der Entwicklungsbehinderung bestimmter Rippenknorpel — wofür er »Schwund der Rippenknorpel« zu sagen vorzieht — schließt EPPINGER auf eine »lokalisierte Ursache«. Zugunsten der Annahme, daß es sich um Atrophie und zwar Druckatrophie »der der Lücke sonst entsprechenden Gewebe« handle, führt EPPINGER an, daß die Lücke bereits äußerlich »als eine seichte Konkavität der betreffenden Brusthälfte sichtbar« ist, und daß über sie hinweg »höchst verdünnte Muskelbündel« streichen, »die hart an der Grenze der Lücke in sonst ganz normal entwickelte Partien der zugehörigen Muskeln übergehen«[8]).

EPPINGER berichtet, daß er bei sorgfältigem Präparieren eine »höchst dünne Schicht des Musc. pector. major« und darunter eine als Fortsetzung der Intercostalmuskeln zu betrachtende »unregelmäßige dünnste Muskellage« zu unterscheiden vermochte, auf welche dann die glatte

---

1) RITTER, a. a. O. S. 101.
2) RITTER, a. a. O. S. 103.
3) EPPINGER, a. a. O. S. 201.
4) RITTER, a. a. O. S. 101.
5) RITTER, a. a. O. S. 106, 107.
6) RITTER, a. a. O. S. 104.
7) EPPINGER, a. a. O. S. 210.
8) EPPINGER, a. a. O. S. 210.

glänzende ziemlich feste Membran«, die »Fascia endothoracica« und die parietale Pleura in ihrer gegenseitigen Verschmelzung folgte[1][2].

Es wird sich bei den weiteren Mitteilungen aus der Literatur der lateralen Thoraxspalte zeigen, welche besondere Ausnahmestellung dem Falle RITTERS wegen der von EPPINGER aufgenommenen Muskelbefunde zukommt. Hier aber sei aus denselben, in Rücksicht auf die einschlägigen Angaben der Literatur, auch noch hervorgehoben, daß EPPINGER den Musc. subclavius und den Musc. pector minor und zwar »namentlich ersteren« »in recht kräftiger Entwicklung« in normaler Gestalt und Lage antraf[3]. Auch den M. serratus anticus major schildert EPPINGER als kräftig und dabei bestand derselbe nebst dem von der 2. Rippe entspringenden Kopf aus den knapp nach innen von diesem sich ansetzenden zu einem 14 mm dicken scheinbar abnormen eignen Muskel zusammengeschobenen mittleren und unteren Ursprungszacken[4]. Endlich ist noch zu erwähnen, daß von EPPINGER eine besonders auffällige Entwicklung des Musc. deltoideus angegeben wird, dessen abnorm breiter Ursprung den ganzen unteren Rand der Clavicula, das Acromion und die ganze Spina scapulae einnahm[5].

Besondere Bedeutung kommt dem Falle der Veröffentlichungen RITTERS und EPPINGERS auch in betreff der Ätiologie der lateralen Thoraxspalte zu.

Schon RITTER tritt dafür ein, daß die Lückenbildung der Brust-

---

1) EPPINGER, a. a. O. S. 204.

2) Der ausführliche Präparationsbericht EPPINGERS lautet bezüglich des Musc. pector. major und der darunter liegenden Schicht (a. a. O. S. 203) wörtlich folgendermaßen: »Zunächst wurde der M. pect. major an seiner Insertion am Oberarm aufgesucht, die sich wie an einem normalen Oberarm verhielt; von da an ließ sich derselbe bis an die äußere Kante der Abflachung der vorderen Brusthälfte als eine ganz kräftig entwickelte Muskelmasse verfolgen, woselbst dieselbe aber gerade entsprechend dieser Kante scheinbar abgesetzt schien; denn nun schob sich der Musc. pect. major in der ganzen Ausbreitung der Aushöhlung über den Boden derselben als ein höchst dünnes Stratum hin, das mehr aus lockerem Bindegewebe und sehr dünnen Muskelplättchen besteht, die parallel der Richtung der Bündel eines gewöhnlichen Musc. pect. major verlaufen, um sich am linken Sternumrande zu inserieren. Nach sorgfältiger Abnahme dieser höchst dünnen Muskelplatte kann man auf eine ebenso dünne Lage, die aus in verschiedener Richtung kreuzenden und nebeneinander gelagerten zartesten Muskelbündelchen bestand, zwischen denen so charakteristisch glänzende Sehnenstreifchen verliefen, daß diese Lage als Fortsetzung von intercostalen Muskeln angesehen werden mußte, obwohl es sonst unmöglich war, irgend eine Kontinuität mit den weiter nach außen und hinten von der Aushöhlung sich sonst normal verhaltenden intercostalen Muskeln nachzuweisen.« — Verhindert wurde dies durch eine dem Serratus antic. major eigentümliche besondere Zusammenschiebung seiner mittleren und unteren Ursprünge, über die nochmals zu berichten sein wird.

3) EPPINGER, a. a. O. S. 204.

4) EPPINGER, a. a. O. S. 203.

5) EPPINGER, a. a. O. S. 207.

wand »keine primäre, auf Unterbleiben der Verschmelzung ursprünglich getrennt angelegter Achsengebilde beruhende Spaltbildung sei«, indem er auf die Integrität und solide Entwicklung des Sternums in allen seinen Partien sowie auf die laterale Lage der Lücke hinweist[1]).

Es erscheint ihm für die Erklärung ihrer Entstehung sehr wichtig, daß die linke obere Extremität des Kindes, die zu dem rundlich keilförmigen, in einem Einzelfinger auslaufenden Gebilde einer monodactylen Peromelie mißstaltet war, zur Zeit der klinischen Aufnahme, also am 10. Lebenstage, »fast genau in die Lücke der vorderen Brustwand hineinpaßte und dieselbe, wenn angelegt, ausfüllte«. Wie Ritter beifügt und durch vergleichende Messungen belegt, war einige Wochen später infolge des Wachstums der verbildeten Extremität »die Übereinstimmung der Form und Größe der Lücke mit der Extremität nicht mehr so auffallend«[2]).

Ritter hält es für »sehr wahrscheinlich, daß der (etwa durch Beengung des Raumes bedingten?) Anpressung der linken oberen Extremität an die Brustwand sowohl der Schwund der bereits formierten Rippenknorpel und Weichteile in entsprechender Ausdehnung — als die Behinderung der Entwicklung der Knochen der Extremität, sowie die unbewegliche Vereinigung, Verschmelzung der ersteren an ihren Gelenkenden — kurzum die beschriebene Mißbildung dieser Gliedmaße — ihren Ursprung verdanken[3])«.

Auch Eppinger teilt diese Auffassung, welche, wie er angibt, Prof. Klebs ebenfalls aussprach, »als er die vorliegenden Mißbildungen bald nach der Geburt des Kindes gesehen hatte«[4]). Eppinger, der sehr eingehend besonders die mißbildete Extremität untersuchte (S. 206—209), folgert sowohl aus dem eigentümlichen Verhalten der Gelenkflächen eines Schaltknochens, der den ungeteilten Extremitätenknochen mit dem Finger in Hyperextensionsstellung verbindet, als auch aus der Derbheit und Faltung der äußeren Haut an der Beugestelle des Gelenkes, daß dem Finger diese abnorme Stellung hinter und unter der Extremität in einem Winkel der Brustlücke bleibend gegeben war[5])[6]).

---

1) Ritter, a. a. O. S. 103, 104.

2) Ritter, a. a. O. S. 103 vgl. 102, 107.

3) Ritter, a. a. O. S. 104.

4) Eppinger, a. a. O. S. 213.

5) Eppinger, a. a. O. S. 212.

6) Die Vorstellung, welche sich Eppinger von dem »Mechanismus des Zustandekommens dieser teilweisen Entwicklungshemmungen und teilweisen atrophierenden Zustände« bildete, faßt er dahin zusammen, »daß der Fötus bei sparsamer Amniosflüssigkeit mit der linken Rumpfseite irgend einer entsprechend großen Ausstülpung des graviden Uterus angepaßt war und so die linke obere Extremität nicht nur in einer permanenten Zwangslage erhalten wurde, sondern auch diese ihrerseits an der Stelle der linken Thoraxhälfte, an welche sie angepaßt erschien, ihre atrophierende Druckwirkung ausüben konnte. Der

Endlich kann — mit Rücksicht auf die Rolle, welche in den Fällen lateraler Thoraxspalte die Lungenhernie spielt — nicht unangeführt bleiben, daß in der Mitteilung RITTERS keiner solchen oder andern Veränderung des Atmungsorgans gedacht ist.

RITTER gibt an, daß bei der Inspiration und zwar besonders stark bei forcierten Atembewegungen (Schreien) des Kindes eine Einsenkung der Herzgegend sich zeigte[1]), indem er unter Bezugnahme auf die Thoraxlücke ausdrücklich sagt: »Bei der Inspiration sinkt die Stelle ein, bei der Exspiration gleicht sie sich aus, bei Anhalten des Atems baucht sie sich etwas vor.« Er fügt bei, daß die Kontraktionen der Vorhöfe und Ventrikel deutlich sichtbar waren und ebenso auch die Bewegungen des Herzens[2]), daß aber bei stürmischen Atemzügen und mächtigen Inspirationen (wie beim Schreien) »die offene Stelle tief eingezogen wurde und vom Herzen kaum mehr als der Anschlag seiner Spitze zu sehen war«[3]).

Auch bei den Beobachtungen, welche F. GANGHOFNER[4]) in betreff des Herzstoßes in diesem Falle anstellte (und die zu einer Bestätigung der von SKODA 1847 an einem Kinde mit Sternumdefekt ermittelten Tatsachen führten), ist keiner Wahrnehmung anomaler Lungenbefunde gedacht. — Später aber, in EPPINGERS Obduktionsbefund, trifft man »ganz entsprechend« der Defektstelle »eine totale irreparable Atelektase ex compressione der Lunge« angegeben, »die auf eine ziemliche Strecke in die Tiefe der Lunge reichte und so einen großen Teil derselben dem Atmungsgeschäfte entzogen hatte«; gering ausgebreitete entzündliche Veränderungen der rechten Lunge, die EPPINGER angibt, konnten unter solchen Verhältnissen, nach EPPINGER, den Tod des Kindes herbeiführen[5]).

Endlich ist noch — und zwar im Hinblick auf die in der Literatur der lateralen Thoraxspalte und besonders auch der angeborenen Brustmuskeldefekte[6]) so sehr hervortretende Kombination mit verschiedenen trophischen Störungen

---

Effekt der angeführten Momente ist dann einmal die mangelhafte Entwicklung der linken oberen Extremität und in zweiter Folge die entsprechend streng umschriebene Defektbildung der linken Thoraxhälfte, wobei die erstere sich durch das bloße Vorhandensein eines einzigen Extremitätenknochens, eine zum größten Teil mangelhaft entwickelte Ober- und Vorderarmmuskulatur, fast totalen Mangel der Carpal- und Metacarpalknochen, je nachdem man den Schaltknochen als einen Carpal- oder Metacarpalknochen ansieht, durch die bloße Entwicklung eines einzigen Fingers, der seinen Dimensionen und Ausbildung nach im Vergleiche mit der rechten Hand dem Zeigefinger entspricht, die letzteren durch eine hochgradige Atrophie getroffener Partien der Brustmuskulatur und durch völligen Defekt der Knorpelanteile der 3., 4. und 5. Rippe auszeichnet« (EPPINGER, a. a. O. S. 213).

1) RITTER, a. a. O. S. 102, 103.

2) RITTER, a. a. O. S. 103.

3) RITTER, a. a. O. S. 104.

4) F. GANGHOFNER, Einge Bemerkungen betreffend die Lehre vom Herzstoß. Österr. Jahrb. f. Pädiatrik. VII. Jahrg. 1876. Wien 1877. S. 108ff.

5) EPPINGER, a. a. O. S. 214 vgl. S. 205.

6) Vgl. die Angaben bei KALISCHER, Über angeborene Muskeldefekte. Neurologisches Centralblatt. 1896. Nr. 15, S. 690; ferner R. BING, Über angeborene Muskeldefekte, VIRCHOWS Archiv 1902, Bd. 170, S. 207.

der Haut im betreffenden Rumpfgebiete — anzuführen, daß nach RITTER die Hautdecken »über den die Lücke begrenzenden Skeletteilen ganz frei beweglich« erschienen und daß er das Integument »ziemlich schlaff und dünn, als ob nur aus den Hautdecken und Herzbeutel bestehend«[1]) bezeichnet. EPPINGER gibt an, daß die Vertiefung der vorderen linken Brusthälfte »von normaler Haut überkleidet wird«; was aber die linke Brustwarze anlangt, so fand EPPINGER »an normaler Stelle« innerhalb eines blässeren kleineren Warzenhofes »nur die Andeutung einer Brustwarze«[2]).

Gegenüber den verschiedenen Beziehungen, welche die Mitteilungen RITTERS und EPPINGERS zu manchen der Fragen darbieten, die ich vorhin angedeutet habe, erweisen sich die andern Fälle lateraler Thoraxspalte, die im frühen Kindesalter zur Beobachtung gelangten, an solchen Ergebnissen verhältnismäßig arm. Es gilt dies in ziemlich gleichem Maße von den anatomisch untersuchten Fällen S. TH. SÖMMERINGS[3]) und G. FLEISCHMANNS[4]), die durch die große Ausdehnung des Defektes ausgezeichnet sind, indem es in beiden Fällen sämtlichen linkseitigen Rippen an Verbindung mit dem Sternum fehlte.

In SÖMMERINGS Fall — in dem es sich um eine mit Gesichts- und Bauchspalte, Peromelie beider oberer Extremitäten u. a. m. behaftetete Mißgeburt handelte — war die linke Brustseite »nach vorn zu« statt durch Rippen nur durch »die Haut, die sich ans Brustbein verlor«, geschlossen[5]).

Aus der Schilderung und Abbildung, die SÖMMERING gibt, ist weiter nur noch anzuführen, daß in eben dieser Gegend, an Stelle der linkerseits fehlenden Brustwarze, die unvollständig entwickelte in zwei unförmlichen Fingern endende linke obere Extremität angewachsen sich vorfand, und daß der Vorlagerung von Leber, Milz, Magen und Därmen entsprechend die Wirbelsäule »beinahe, wie ein doppeltes S, seitwärts gebogen« war[6]).

FLEISCHMANN, dessen Fall einen achtmonatlichen Fötus betrifft, stellte fest, daß die linken kaum zur Hälfte ihres knöchernen Teiles ausgebildeten Rippen kurz abgesetzt endeten und dabei teils (so die zwei oberen) knorpelig, theils (wie die drei folgenden) knöchern miteinander verbunden waren, während die übrigen einzeln vorragten. Die rechten Rippen, die FLEISCHMANN als sehr lang bezeichnet, traten in einem großen Bogen unter Bildung einer weiten Thoraxhöhlung zum Sternum[7]), was wohl auf die nach FLEISCHMANNS Angabe

---

1) RITTER, a. a. O. S. 103.

2) EPPINGER, a. a. O. S. 202.

3) S. TH. SÖMMERING, Abbildungen und Beschreibungen einiger Mißgeburten, die sich ehemals auf dem anatomischen Theater zu Kassel befanden. Mainz 1791.

4) De vitiis congenitis circa thoracem et abdomen. Commentatio anatomico-pathologica auctore GODOFREDO FLEISCHMANN. Erlangae 1810.

5) SÖMMERING, a. a. O. S. 24.

6) SÖMMERING, a. a. O. S. 23, 24; Tafel VIII.

7) FLEISCHMANN, a. a. O. p. 6; T. I. Fig. 2.

zugleich vorhandene skoliotische Linkskrümmung der Brustwirbelsäule zu beziehen sein dürfte.

Vom Sternum gibt FLEISCHMANN an, daß es in seinem Manubrium- und oberen Körperteil in richtiger Breite, im übrigen in halber Breite entwickelt ist[1][2].

Zu erwähnen wäre hier auch, daß AHLFELD aus seiner Beobachtung über ein Kind von 20 Wochen berichtet, dessen Lungenbruch unter der Achselhöhle als teigige Geschwulst von Kleinapfelgröße vorragte und einen entsprechenden Defekt im Thorax deutlich fühlen ließ[3], so daß dieser Fall wahrscheinlich mit Recht den Fällen seitlicher Brustspalte zugezählt wird[4]. Es wird sich später noch Gelegenheit finden, die Annahme zu erörtern, welche AHLFELD in betreff der seitlichen Thoraxspalte und des Lungenbruches vertritt.

Hier sollen im folgenden zunächst die Befunde überblickt werden, die bei diesen Zuständen im vorgeschritteneren Kindesalter und bei Erwachsenen zur Beobachtung kamen, und zwar im besonderen nach der Richtung jener Fragepunkte, die durch die Eigentümlichkeiten des eingangs beschriebenen Präparates angeregt werden.

Es sei vorausgeschickt, daß nur von einem der einschlägigen Fälle ein anatomisch ermittelter Befund vorliegt, nämlich von dem durch FRORIEP[5] veröffentlichten Fall einer 30 Jahre alten Puerpera, während es sich in den übrigen Fällen um am Leben-

---

1) FLEISCHMANN, a. a. O. p. 3.

2) Nach FLEISCHMANNS Angabe (a. a. O. p. 3) ist auch im Helvet. Museum der Heilkunde. Zürich 1794. 2. Bd. S. 208. Taf. IV Fig. 1 ein Fall lateraler Thoraxspalte mitgeteilt, der und zwar rechterseits nur drei Rippen mit dem Sternum verbunden zeigte. Und wie SÖMMERINGS Anmerkung zu S. 24 annehmen läßt, sind auch schon in FRIEDS Mitteilung (Foetus intestinis plane nudis extra abdomen propendentibus natus. Argentorat 1766), in dem 1. Bde. der vermischten Schriften METZGERS und im Archiv für Geburtshilfe von STARCKE ähnliche Fälle berichtet bzw. abgebildet. In diese Mitteilungen Einblick zu nehmen, war ich nicht in der Lage.

3) F. AHLFELD, Die Mißbildungen des Menschen. II. Abschnitt. Leipzig 1882. S. 182.

4) Vielleicht wäre hier nebenbei auch auf den von STORCH (in seiner theoret. und praktischen Abhandlung von Kinderkrankheiten. Eisenach 1751. IV. Bd. S. 48) als »Bruch zwischen den Rippen« bezeichneten Fall hinzuweisen; es handelte sich in demselben um einen Studiosus Theologiae, an dem von Jugend an »an der Brust unterm Arm« ein weicher Knoten wahrgenommen wurde, »darein Luft trat, wenn er stark reden mußte«. Ein Defekt in der Thoraxwand ist jedoch in diesem Falle nicht ausdrücklich angegeben.

5) R. FRORIEP, Beobachtung eines Falles von Mangel der Brustdrüse. Neue Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde. X. Bd. Weimar 1839. S. 9ff.

den aufgenommene Befunde handelt, die aber einige Male auch durch elektrische Muskeluntersuchungen bzw. durch Skeletaufnahmen mittels Röntgenstrahlen vervollständigt sich finden.

Im Falle FRORIEPS war die rechte Brustseite an Stelle der Brust von einer flachen Vertiefung eingenommen, die sich gegen das Sternum hin durch einen S-förmigen Rand abgrenzte. Die Präparation ergab, daß von der Gegend des vorderen Schulterblattrandes an nach vorn die 3. und 4. rechte Rippe fehlte bis auf knorpelige Massen an dem rechten Brustbeinrand, die mit den Knorpeln der 5. und 6. Rippe zu einer Knorpelplatte vereinigt waren[1]).

Bezüglich der beiderseits angrenzenden Rippen fiel FRORIEP nur auf, daß die 2. höher und die 5. tiefer stand »als die der linken Seite«.

Das Sternum ist von FRORIEP nicht näher geschildert, doch ist angegeben, daß die besagte Knorpelplatte mit dem Ansatz des Musc. rectus abdominis an der Vorderfläche des 5. bis 7. Rippenknorpels »stärker als gewöhnlich hervorgedrängt« war, »so daß diese über das Sternum sich etwas herüberlegten und dasselbe gewissermaßen nach innen zurückschoben«[2]).

Was das Verhalten der Brustmuskeln anlangt, so vermißte FRORIEP[3] den größeren Teil der Portio sternalis des Musc. pectoralis major samt dem betreffenden Sehnenanteil (jedoch waren die vom Manubrium sterni entspringenden Bündel vorhanden), ferner den M. pectoralis minor und die der 3. und 4. Rippe entsprechenden Zacken des M. serratus anticus major (ohne daß aber zwischen seinen Insertionsbündeln eine Lücke bestand).

An Stelle der Intercostalmuskeln, die nach FRORIEPS Worten »natürlich da, wo die Rippen selbst mangelten« sich nicht vorfanden, war eine »sehr feste Sehnenhaut« vorhanden, deren Fasern vorzugsweise von unten nach oben und innen gegen das Sternum hin verliefen.

---

1) FRORIEPS Schilderung und Abbildung (a. a. O. S. 10 bzw. Fig. 63) zeigen, daß diese Knorpelplatte, da sie zwischen den gebogenen Furchen ihrer Oberfläche »drei nebeneinander liegende dickere Knorpelstreifen zu der 5. Rippe hin« verfolgen ließ, sich erheblich unterschied von der am hier beschriebenen Präparat.

2) FRORIEP, a. a. O. S. 10, Fig. 63. Nach dieser Figur zu schließen, dürfte übrigens in FRORIEPS Fall das Sternum auch eine Einkerbung unter dem Ansatz der 2. Rippe gezeigt haben, in welchem Punkte also gleichwie hinsichtlich der erwähnten Lageabweichung des Sternums und des Ansatzgebietes des Musc. rect. abdom. sowie der Knorpelplatte eine Übereinstimmung mit dem von mir beschriebenen Präparat vorliegt.

3) FRORIEP, a. a. O. S. 11.

Lungen und Pleura fand Froriep normal beschaffen; es war keine Lungenhernie vorhanden; auch am Rückgrat und an der rechten oberen Extremität keine Abnormität.

Die Haut über der vertieften Thoraxstelle schildert Froriep glatt, leicht verschiebbar ohne eine Spur von Brustwarze, Narbe oder andern Veränderung[1].

Zugunsten der von Froriep vertretenen Annahme, daß ein anhaltender Druck, den wahrscheinlich der der rechten Brustseite während des Fötuslebens anliegende rechte Vorderarm ausgeübt habe[2], dieser Entwicklungshemmung zugrunde liege, weist Froriep darauf hin, »daß die Knorpel der mangelhaften Rippen nach unten und vorn gedrückt und gewissermaßen vor das Brustbein hervorgeschoben waren« [3] (während er den meines Erachtens naheliegenderen Gedanken, ob es sich nicht bei dieser Lageveränderung der Rippenknorpel um eine durch Muskelzug bedingte Wirkung handelt, nicht in Betracht zieht).

Wenn ich mich jetzt den übrigen Fällen seitlicher Brustspalte zuwende, um ihre am Lebenden aufgenommenen Befunde ebenfalls mit den Verhältnissen zu vergleichen, die das von mir beschriebene Präparat darbietet, so gedenke ich mich auf eine Zusammenfassung der in diesen Beziehungen hervortretenden Besonderheiten der betreffenden Fälle zu beschränken, welcher Darstellung aber vor allem einiges über die allgemeinen Umstände derselben und über die typischen Begleiterscheinungen der lateralen Thoraxspalte vorauszuschicken ist.

So sei erwähnt, daß es sich bei vier Fällen um Beobachtungen handelt, die sich im vorgerückteren Kindes- und im Pubertätsalter ergaben: es betraf der von J. Schlözer und von Ried veröffentlichte Fall ein 5 Jahre, der Fall H. Haeckels ein 14 Jahre altes Mädchen, der Fall O. Bartels einen 11 jährigen, der Frickhöffers einen 14 jährigen Knaben. In sieben weiteren hier anzuführenden Fällen handelte es sich um Erwachsene, und zwar um einen 22 Jahre alten Bernsteindrechsler im Falle H. Schlesingers, um einen 28 Jahre alten Bauernknecht im Falle C. Seitzs, um einen 36 Jahre alten Lohnarbeiter im Falle Pulawskis und in den drei von H. Rieder veröffentlichten Fällen um einen 34 Jahre alten Schneider bzw. um einen 33 Jahre alten Bereiter und um einen Landwirt von 39 Jahren,

[1] Froriep, a. a. O. S. 9.
[2] Froriep, a. a. O. S. 12.
[3] Froriep, a. a. O. S. 13.

ferner in dem von A. W. VOLKMANN auf Grund der Beobachtungen FREUNDS mitgeteilten Falle um eine 30jährige Frau.

Unter den erstaufgezählten vier Fällen ist durch die besondere Ausdehnung des Defektes der Fall FRICKHÖFFERS ausgezeichnet, in welchem die 2., 3., 4. und 5. linke Rippe $2^1/_2$ bzw. 3 Zoll entfernt vom Sternum abgesetzt endeten und nach FRICKHÖFFERS Angabe, bei Bestehen starker kyphotischer und skoliotischer Wirbelsäulenkrümmungen, im betreffenden gleichschenklig dreieckigen, um $^1/_2$ Zoll gegen die übrige Brustwand eingetieften Gebiete die linke Lunge und das Herz »nur von Haut bedeckt« liegen[1]). Im Falle O. BARTELS endeten die 2., 3. und 4. linke Rippe $1^1/_2$ bzw. $2^1/_2$ und $3^1/_2$ cm entfernt vom linken Brustbeinrand und zwar »sehr stark eingedrückt«, wodurch eine halbhandtellergroße grubige Eintiefung der linken Thoraxseite neben dem Sternum gegeben war[2]).

In H. HAECKELS Fall betraf der Defekt die 3. und 4. zugleich etwas eingetiefte linke Rippe, deren sternale Endteile bis nach außen von der Mammillarlinie fehlen, so daß die vordere Brustgegend von einer handtellergroßen Abflachung und annähernd kreisrunden Lücke eingenommen war, in der man den Herzstoß dicht unter den Fingern fühlen konnte[3]).

Die geringste Ausdehnung zeigte der Defekt im SCHLÖZER-RIEDschen Falle[4]); in diesem war die Eigentümlichkeit gegeben, daß zwischen den von seinem Knorpelteil abgetrennten Knochen der 4. rechten Rippe und den einander sehr (auf 1—2 Linien) genäherten Knochen der 3. und 2. rechten Rippe ein bedeutender Zwischenraum sich zeigte, in dem eine walnußgroße Lungenhernie zutage trat und, wie vermutet wird, auch die Intercostalmuskel fehlten. Es erscheint dem gegenüber und da auch von den Brustmuskeln des Falles nur angegeben wird, daß sie »nur äußerst schwach entwickelt sind, vielleicht teilweise gänzlich fehlen«, für die Einordnung dieses Falles in die Reihe der Fälle lateraler Thoraxspalte wesentlich ausschlaggebend, daß hier gleichwie in andern ausgeprägten Beispielen dieser Mißbildungsform gänzlicher Mangel sowohl der Brustdrüse als auch der Brustwarze bestand.

---

[1]) FRICKHOEFFER, Beschreibung einer Difformität des Thorax mit Defekt der Rippen nebst Bemerkungen über die Herzbewegung. VIRCHOWS Archiv. 1856. 10. Bd. S. 474, 476. Fig. 1 auf Taf. VI.

[2]) O. BARTELS, Eine seltene Thoraxmißbildung mit congenitalen Muskeldefekten. Inaug.-Dissert. Kiel 1894. S. 4.

[3]) H. HAECKEL, Ein Fall von ausgedehntem angebornem Defekt am Thorax. VIRCHOWS Archiv. 1888. 113 Bd. S. 475, 476.

[4]) Nach J. SCHLÖZERS Dissertation »Über die angebornen Mißbildungen der gesammten weiblichen Genitalien« (Erlangen 1842) von RIED veröffentlicht unter dem Titel »Mangel einer Brustdrüse« in FRORIEPS Neuen Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde. 23. Bd. 1842. S. 254 ff.

Unter den noch zu erörternden Fällen Erwachsener ist nach der Größe des Defektes der von C. SEITZ beschriebene obenan zu stellen, in welchem die linke vordere Thoraxfläche eine pfannenartige Vertiefung von 18 cm Länge, 12 cm Breite und 1,5 cm Tiefe zeigte, indem die 2. Rippe daumenbreit von dem entsprechenden halbmondförmig eingekerbten Randgebiet des Sternums, die 3. Rippe 6,5 cm davon entfernt und die 4. und 5. Rippe 4 cm vom linken Sternalrand enden[1]).

Auch im Falle PULAWSKIS fehlen vier Rippen, und zwar der 2., 3., 4. und 5. der rechten Seite, ihre sternalen Ansatzteile, unter entsprechender bedeutender Abflachung eines dreieckigen Gebietes der rechten Brustkorbhälfte, wobei angegeben ist, daß die 5. Rippe der 6. anhaftet, die übrigen drei aber (darunter die 4. in einer Entfernung von $4^1/_2$ cm vom Sternum) frei endigen[2]).

In SCHLESINGERS Fall[3]) zeigte sich bei der Untersuchung mittels Röntgenstrahlen, entsprechend einer schon an der Clavicula beginnenden Eintiefung der linken Thorax-Vorderfläche, eine knöcherne Verbindung der 2. mit der 1. linken Rippe zu einem gemeinschaftlichen Ansatz an das Sternum, während die 3. und 4. Rippe, und zwar unter beträchtlicher Verbreiterung ihrer Intercostalräume und unter Bildung beträchtlicher Lungenhernien, frei endeten und zwar die 3. in der Axillarlinie, die 4. in einiger Entfernung vom Sternum. SCHLESINGER beschreibt den Knochendefekt als annähernd dreieckig gestaltet.

Beschränktere Defekte liegen in den drei von H. RIEDER[4]) beschriebenen Fällen vor: im ersten derselben fehlte im Bereiche einer handtellergroßen (9 cm breiten, 13 cm hohen) Thoraxeinsenkung das Knorpelgebiet der 3. linken Rippe; es war zugleich eine Lungenhernie unter Mangel der Intercostalmuskel in diesem Bereiche gegeben; auch im dritten Falle RIEDERS war nur an einer, der 4. rechten Rippe, die dabei bis zur Axillarlinie hin verdünnt erschien, der

---

1) C. SEITZ, Eine seltene Mißbildung des Thorax. VIRCHOWS Archiv. 98. Bd. 1884. S. 336.

2) A. PULAWSKI, Über eine Defektmißbildung einiger Rippen und Muskeln als Ursache einer seltenen Abnormität im Bau des Thorax (Fissura thoracis lateralis). VIRCHOWS Archiv. 121. Bd. 1890. S. 598, 599. Taf. X, Fig. 1.

3) H. SCHLESINGER, Zur Lehre vom angeborenen Pectoralis-Rippendefekt und dem Hochstande der Scapula. Wiener klin. Wochenschr. 1900. XIII. Nr. 2. S. 26, 27.

4) H. RIEDER, Drei Fälle von angeborenem Knochen- und Muskeldefekt am Thorax (Mitteilung der mediz. Klinik VON ZIEMSSENS). Annalen der städt. allg. Krankenhäuser zu München 1890—92. München 1894. (Lehmann.) S. 62, 63, 65—68.

vordere, 6 cm lange Anteil abgängig, hingegen unter Bildung von drei unvollständigen Lungenhernien die Zwischenrippenmuskulatur dieses schwach ausgehöhlten Brustwandbezirkes in Resten vorhanden; im zweiten Falle RIEDERS mangelte, unter Erhaltung der höckerig vorspringenden Sternalenden der 4. und 5. linken Rippe das Spangengebiet der ersteren bis zur vorderen Axillarlinie, das der 5. bis in die Parasternallinie zugleich mit den Intercostalmuskeln des rinnenförmig eingesunkenen Bezirkes und unter Entwicklung von Lungenhernien.

Auch der VOLKMANN-FREUNDsche Fall[1]) zeigte nur einen auf die 3. und 4. rechte Rippe, und zwar auf das Gebiet, »wo Knochen und Knorpel zusammenstoßen«, beschränkten Defekt; entsprechend dieser kinderhandgroß geschilderten Stelle waren die äußeren und inneren Intercostalmuskel in ungewöhnlicher Länge entwickelt und — bei tiefen Inspirationen — in ihren gemeinsamen gleichzeitigen Kontraktionen unter der dünnen Hautbedeckung (Dank dem bestehenden Mangel des Musc. pectoralis major) leicht verfolgbar.

Was nun die typischen Begleiterscheinungen der seitlichen Thoraxspalte anlangt, so ist hierzu vor allem der mehr oder minder ausgedehnte Brustmuskeldefekt zu rechnen, welcher, abgesehen von den schon angeführten Eigentümlichkeiten des Befundes EPPINGERS und des Falles SCHLÖZER-RIED, als ein vollständiger beschrieben wird; er betraf in vollständiger Ausbildung beide M. pectorales in ganzer Ausdehnung in dem Falle H. HAECKELS[2]), ferner beide, aber unter gänzlichem oder teilweisem Erhaltenbleiben der Portio clavicularis des Pectoralis major, in den Fällen SEITZ und RIEDER (I, II), und unter gleichzeitigem Vorhandensein von obersten Bündeln der Portio sternocostalis in den Fällen FRORIEPS, BARTELS und SCHLESINGERS; hierher gehört auch der Fall PULAWSKIS, jedoch war in diesem Falle an Stelle der Sternalportion eine fibröse, 2 cm breite »Flughaut« entwickelt. Im Falle VOLKMANN-FREUND mangelte nur der M. pectoralis major und im III. Falle RIEDERS nur der untere Teil seiner Sternocostalbündel.

In einzelnen Fällen waren auch andre Muskel in den Defekt in verschiedenem Maße mit einbezogen: so die Intercostalmuskel, wie bereits aus den oben gegebenen Darstellungen der Defektgebiete erhellt, ferner der Serratus anticus major, der in den Fällen HAECKELS, PULAWSKIS und im II. Fall RIEDERS gänzlich, im Falle BARTELS und im III. Fall RIEDERS zum Teil fehlte.

---

[1]) A. W. VOLKMANN, Zur Theorie der Intercostalmuskeln. Zeitschr. f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte, herausgegeben von HIS und BRAUNE. II. Bd. 1877. S. 192, 193 (Fig. 7).

[2]) Und nach der Zusammenstellung BINGS (VIRCH. A. 170. Bd. S. 199) auch in jenem Fall THOMSONS, der BING zufolge (vgl. a. a. O. S. 204) zugleich auch einen Knochendefekt am Thorax zeigte und demnach zu den lateralen Brustspalten zu zählen ist. J. THOMSONS Mitteilung: On a form of congenital thoracic difformity. Teratologia 1895, january 25, war mir nicht zugänglich.

Nur im Falle BARTELS wird des Anscheines eines Fehlens der M. rhomboidei Erwähnung getan.

Als weitere zu den Begleiterscheinungen der seitlichen Thoraxspalte gehörige Veränderungen finden sich angegeben: Dünnheit der Haut im betreffenden Gebiete (BARTELS, HAECKEL, VOLKMANN-FREUND), fehlende oder dürftige Behaarung (PULAWSKI, RIEDER [III. Fall], SCHLESINGER). Im Fall SEITZS fand sich in der vorderen Axillarlinie (oberhalb der 2. linken Rippe) eine angeborene Narbe.

Endlich ist der Abweichungen von der Norm zu gedenken, die in Betreff der Brustwarze der Defektseite beobachtet wurden: Kleinheit, schwächere Pigmentierung und asymmetrische Lage (wie im Falle RITTERS, so auch z. B. im Falle BARTELS, im I. und II. Fall RIEDERS und in dem HAECKELS); ferner ist hervorzuheben, daß fehlende bzw. verkümmerte Entwicklung der Brustdrüse außer in den in dieser Hinsicht schon erwähnten Fällen auch in denen HAECKELS und PULAWSKIS angegeben wird.

Auf Grund dieser verschiedenen Literaturangaben[1]) können wir uns eine beiläufige Vorstellung von dem Verhalten machen, welches die Defektstelle des Falles, von dem das beschriebene Präparat vorliegt, in bezug auf die sie bedeckenden und abschließenden Weichgebilde gezeigt haben mag.

Es liegt nahe anzunehmen, daß der Abschluß der so ausgedehnten Thoraxlücke in ähnlicher Weise, wie z. B. in dem Falle FRORIEPS, durch eine feste bindegewebige Membran gebildet wurde, deren unterer Saum wohl herniös ausgebuchtet gewesen sein dürfte, wie durch die (auf S. 374 erwähnte und in den Fig. 1 und 3 dargestellte) bogige Eintiefung der 6. rechten Rippe wahrscheinlich gemacht wird.

Wohl kaum ließe sich auch bezweifeln, daß die Portio sternocostalis des M. pectoralis major ganz oder wenigstens bis auf ihre obersten Bündel fehlte, und daß auch der M. pectoralis minor abgängig war.

Bei eingehenderem Studium der Befunde, die in der Literatur der seitlichen Bruststpalte hinterlegt sind, findet man aber außer den erörterten Begleiterscheinungen auch eine Anzahl besonderer Veränderungen angeführt, die in Hinblick auf entsprechende Besonderheiten des von mir beschriebenen Präparates unsre Aufmerksamkeit verdienen.

Was zunächst das Verhalten der Rippen anlangt, so sind in Betreff der Rippenendteile im Bereiche der Thoraxspalte in einigen Fällen Verschiedenheiten beschrieben, die an die von mir bemerkten

---

[1]) Bzw. in Anbetracht des bereits (z. B. von HAECKEL, a. a. O. S. 477, 480, 481) in den Beschreibungen der seitlichen Toraxspalte hervorgehobenen Typus dieser Mißbildung.

erinnern: bis zur Ähnlichkeit mit einem Federkiel gediehene (Seitz)[1]) oder als sehr erheblich beschriebene Verdünnung einzelner Rippen (Pulawski)[2]), neben denen jedoch andre Rippenenden durch sogar als knopfförmig bezeichnete Verdickung auffielen[3]); in analoger Weise unterschied sich durch ihre Breite und querabgesetzte stumpfe Form in dem von mir beschriebenen Präparate die 4. Rippe gegenüber den spitzauslaufenden Enden der 2., 3. und 5. Rippe.

Es werden wohl erst spätere Untersuchungen, an neuen Fällen anatomisch und mikroskopisch durchgeführt, darüber zu belehren vermögen, ob bei solchen Verschiedenheiten der Rippenenden auch ihre funktionelle Beanspruchung betreffende Verschiedenheiten in der Ausbildung der Zwischenrippen- und sonstigen Muskelansätze bestehen. — Bei dem hier beschriebenen Präparat deutet darauf der Umstand hin, daß die 2., 3. und 5. Rippen mit ihren spitzauslaufenden Endstücken an die bezüglichen benachbarten Rippen angeschmiegt liegen und nur die 4. Rippe mit ihrem stumpfen Ende frei vorragt; in dieser Beziehung ist aber in den in Vergleich gezogenen Fällen Seitzs und Pulawskis angegeben, daß ebensowohl die verdickten als auch die verdünnten Rippen »frei« bzw. »blind« endigen[4]). —

Auch für die am beschriebenen Rumpfskelet auffällige enge Aneinanderlagerung der seitlichen konzentrisch atrophierten Anteile der 6., 7. und 8. rechten Rippe lassen sich in den Angaben einiger Autoren Belege finden; so erwähnt H. Haeckel[5]), daß in seinem Fall wegen der Enge der Intercostalräume keine Beobachtungen über das Verhalten der Intercostalmuskeln bei der Respiration möglich waren; Rieder[6]) fand in seinem II. Fall die 6., 7. und 8. linke Rippe sternalwärts nach innen eingesunken und enger aneinander geschlossen als normal; auch Schlesinger gibt an, daß sämtliche unter dem

---

[1]) Seitz beschreibt so die dritte Rippe (a. a. O. S. 336).

[2]) In Pulawskis Fall die 2. und 3. Rippe (a. a. O. S. 599).

[3]) So die 2. Rippe in Seitzs Fall, welche dabei auch »prominierte«, und die 4. Rippe in Pulawskis Fall.

[4]) Vgl. Seitzs und Pulawskis Angaben a. a. O. — Offen bleibt auch die Frage, worauf zurückzuführen ist, daß manche Rippenenden im Bereiche lateraler Thoraxspalten miteinander verwachsen sich fanden: so in Seitzs Fall (s. a. a. O.) die 2. und 3. bzw. die 4. und 5. Rippe (letztere dabei »vorn zusammen verschmolzen in eine zweimarkstückgroße, flache Platte«); auch Bartels (a. a. O. S. 4) fand die freien Enden der 2., 3. und 4. Rippe (und außerdem letztere mit der am Brustbein eingepflanzten 5. Rippe) u. zw. »durch bindegewebige Streifen verbunden«, nicht jedoch die 2. Rippe mit der ersten.

[5]) Haeckel, a. a. O. S. 476, 477.

[6]) Rieder, a. a. O. S. 65.

Defekt gelegene Intercostalräume verschmälert sich fanden, was er darauf zurückführt, daß in seinem Falle »die Rippen in der Höhe des Defektes weiter auseinandergewichen sind« [1]).

In dieser Beziehung scheint mir das beschriebene Präparat die Annahme nahezulegen, daß im Gebiete der Aneinanderlagerung der genannten Rippen wegen mangelhafter Ausbildung und Funktion der sie hebenden Muskel die Zugrichtung der Ursprungszacken des äußeren schiefen Bauchmuskels und anderseits auch die betreffenden Zacken der Pars costalis diaphragmatis das Übergewicht erlangten.

Auch im Bereiche des Rippenbogens der Defektseite werden von einigen Autoren Veränderungen beschrieben, so ein Vorragen (Pulawski)[2]) und Umgebogensein nach außen (Bartels)[3]), welche, gleichwie das schon erwähnte »Hervorgedrängtsein« des Ansatzgebietes des M. rectus abdominis im Bereiche des 5.—7. Rippenknorpels im Falle Frorieps (vgl. S. 388), an das beschriebene Verhalten des Rippenbogens und des Knorpelplattengebietes im untersuchten Präparat erinnern. Zur Erklärung dieser Befunde dürfte wohl ebenfalls die Wirkung des Bauchmuskelzuges wenigstens in gewissem Maße in Betracht zu ziehen sein.

Ferner hätte ich bezüglich der Rippen zu erwähnen, daß allerdings in keiner der bisherigen Veröffentlichungen über Messungen berichtet ist, die zur Bestätigung der von mir gefundenen Rippenverkürzungen im Nachbargebiete der Brustwandlücke angeführt werden könnten; jedoch aus den über die Verkleinerung des Brustumfanges auf der Seite des Defektes vorliegenden Literaturmitteilungen läßt sich wohl mit einiger Wahrscheinlichkeit schließen, daß in jenen Fällen das Verhalten der Rippen ein ähnliches gewesen ist, insoweit nicht die zugleich bestehenden Brustmuskeldefekte die Umfangverringerung bedingten. In dem von Seitz untersuchten Falle eines 28 Jahre alten Mannes maß der Umfang der mißbildeten (linken) Thoraxhälfte 42,5 cm, der der rechten 46 cm, in der Höhe der (allein nur vorhandenen) Mammilla dieser Seite[4]); bei dem 34 Jahre alten Schneider Rieders (Fall I) betrug der Brustumfang in Mammillarhöhe gemessen links 38, rechts 42 cm[5]).

1) Schlesinger, a. a. O. S. 28.
2) Pulawski, a. a. O. S. 599.
3) Bartels, a. a. O. S. 4.
4) Seitz, a. a. O. S. 336.
5) Rieder, a. a. O. S. 62. Vgl. auch die Cyrtometer-Kurven IV und V. S. 83.

Auch schon bei den jugendlichen Individuen der Fälle Bartels' und Haeckels bestanden ähnliche erhebliche Unterschiede, indem bei dem 11 Jahre alten Knaben Bartels' der Umfang der defekten (linken) Brusthälfte, von der Mitte des Sternums bis zur Wirbelsäule gemessen, 28 cm betrug, gegenüber 31 cm Umfang der andern Hälfte; dabei ermittelte Bartels »eine Verkleinerung der linken Seite in allen Durchmessern mit seitlicher Impression«; er führt an, daß bei einem Diameter sternovertebralis von $13^3/_4$ cm der linke Querdurchmesser 10 cm gegenüber 12 cm der rechten Seite maß [1]).

Bei dem 14 Jahre alten Mädchen des Falles Haeckels wird der Umfang der mit der Thoraxspalte behafteten (linken) Brusthälfte mit 35 cm gegen 38,5 cm der andern Seite angegeben [2]).

Aus der Schilderung des letzteren Falles ist übrigens hier auch jene Angabe anzuführen, die mit dem Befunde des größeren weiteren Bogens der hinteren Rippenanteile der rechten Seite im beschriebenen Präparat übereinstimmt (vgl. S. 374, 378, Fig. 2), nämlich die, daß in Haeckels Fall »der seitliche Kontur des Brustkorbes nach links« (der Seite des Defektes) »in leichtem Bogen konvex« vorsprang, während auf der andern Seite eine schwache Einsenkung bestand [3]). Auch wäre vielleicht noch zu bemerken, daß im Falle Pulawskis die defekte (rechte) Hälfte des Brustkorbes mehr als die andre »nach hinten hervorgebuchtet« war (Pulawski, a. a. O. S. 598).

Es handelt sich dabei um Asymmetrien des Thorax, zu deren Erklärung die am beschriebenen Präparat nachweisbare bzw. die in diesen Fällen ebenfalls angegebene Skoliose [Haeckel [5]), Pulawski [6])] heranzuziehen sein dürfte.

Beizufügen ist hier, daß skoliotische Krümmungen der Wirbelsäule auch in andern Fällen seitlicher Thoraxspalte verzeichnet sind: so, wie ich schon erwähnte, neben starker Kyphose in dem Falle des 14 Jahre alten Knaben Frickhoeffers [7]); und in einer m. m. schwachen Ausbildung, wie in den oben erwähnten Fällen [8]), auch bei dem 11jährigen Knaben Bartels' [9]), bei dem 28 Jahre alten Manne Seitzs [10]), sowie bei dem 22 Jahre alten Bernsteindrechsler

1) Bartels, a. a. O. S. 5.
2) Haeckel, a. a. O. S. 475.
3) Haeckel, a. a. O. S. 475.
4) Pulawski, a. a. O. S. 598.
5) Haeckel, a. a. O. S. 474, 476.
6) Pulawski, a. a. O. S. 599.
7) Frickhoeffer, a. a. O. S. 474.
8) Des 14 J. a. Mädchens Haeckels und des 36 J. a. Mannes Pulawskis.
9) Bartels, a. a. O. S. 5.
10) Seitz, a. a. O. S. 336.

SCHLESINGERS[1]), ferner bei dem 33 Jahre alten Bereiter RIEDERS (Fall II)[2]). In zwei Fällen, in denen BARTELS' und PULAWSKIS, ist nebenbei auch das Bestehen von Torticollis angegeben und zwar im letzteren Falle mit Neigung des Kopfes (und Rumpfes) nach der gesunden Seite hin[3]), während im Falle BARTELS' Drehung des Kopfes nach der gesunden, Neigung aber nach der kranken Seite bestand, wozu sich auch »geringe Asymmetrie des Gesichts auf Kosten (dieser) der linken Seite« gesellte[4])[5]).

In dem Falle SCHLÖZER-RIED ist die Wirbelsäule ausdrücklich als normal bezeichnet[6]). Er betrifft ein 5 Jahre altes Mädchen. Desgleichen wird in jenen zwei Fällen von Thoraxspalte, die im frühesten Kindesalter RITTER und EPPINGER bzw. AHLFELD zur Beobachtung kamen, nicht über Wirbelsäulenverkrümmungen berichtet[7]), so daß wir zur Annahme veranlaßt werden, daß bei bestehender lateraler Thoraxspalte — sofern nicht andre nebenbei vorhandene Mißbildungen Verkrümmungen der Wirbelsäule bedingen[8]) — erst allmählich, unter dem fortdauernden Einfluß ungleich-

---

1) SCHLESINGER, a. a. O. S. 26.

2) RIEDER, a. a. O. S. 64.

3) PULAWSKI, a. a. O. S. 599.

4) BARTELS, a. a. O. S. 4.

5) Was die seitliche Richtung der Skoliose betrifft, so lassen sich nach den vorhandenen Angaben die Fälle HAECKELS (S. 476) und SCHLESINGERS (S. 26) als solche, in denen die Skoliose nach der Seite der bestehenden Thoraxspalte benannt ist, gleichwie der erwähnte Fall II RIEDERS, in dem die Brustwirbelsäule nach links (der Seite des Defekts) gedrängt, Hals- und Lendenwirbelsäule etwas nach rechts ausgebogen war, von dem Fall BARTELS' unterscheiden, in welchem bei linksseitiger Thoraxspalte ausdrücklich eine »rechts konvexe Dorsal- und eine linkskonvexe Lumbalskoliose mit entsprechendem rechten Rippenbuckel und Vertiefung der rechten Taille« angegeben ist (a. a. O. S. 5).

Die im Falle I RIEDERS (a. a. O. S. 62) bei linksseitiger Thoraxspalte vorhandene leichte Ausbiegung des mittleren Teiles der Brustwirbelsäule nach rechts ist RIEDER (a. a. O. S. 78) geneigt als eine »physiologische Ausbiegung der Wirbelsäule bei Rechthändern« aufzufassen. Im Fall III RIEDERS fand sich die Wirbelsäule gerade, bis nach Resorption eines pleuritischen Ergusses eine unerhebliche Verkrümmung auftrat (RIEDER, a. a. O. S. 68).

6) Zugleich aber doch eine stärkere Wölbung der mittleren Rippen der defekten Seite angegeben, auf welche der höhere Stand der betreffenden Schulter bezogen wird (SCHLÖZER-RIED, a. a. O. S. 256).

7) Vgl. S. 381—385 bzw. 387.

8) Ein Beispiel hierfür bietet SÖMMERINGS Fall (s. S. 386), und auch die Fälle FLEISCHMANNS und FRICKHOEFFERS (vgl. S. 387 bzw. 390) dürften in Anbetracht des hohen Grades der bestehenden bzw. angeborenen Verkrümmung die Annahme rechtfertigen, daß hierbei eine Bildungsanomalie der Wirbelsäule bestand.

seitiger Muskeltätigkeit, skoliotische Krümmungen der Brustwirbelsäule entstehen und während des Wachstums des Körpers zur fortschreitenden Ausbildung gelangen.

Wahrscheinlich handelt es sich dabei nicht nur um eine der Thoraxspalte und den dabei gegebenen Muskeldefekten entsprechende Behinderung oder Beschränkung der Atembewegungen der einen Thoraxseite, sondern auch um die Wirkung ungleichgradiger funktioneller Beanspruchung der Muskeln der oberen Extremitäten und der oberen Rumpfhälfte bei körperlichen Beschäftigungen.

Gegen diese Annahme ließe sich nicht anführen, daß in manchen Fällen von seitlicher Thoraxspalte, so z. B. im Fall II Rieders, der einen 33 J. alten als vorzüglichen Reiter und Turner bekannten Mann betrifft, nur von einer[1], im Falle Schlesingers[2] von keiner Störung der Körperbewegungen berichtet ist, und ebenso ist dagegen auch das Verhalten der angeborenen Muskeldefekte überhaupt nicht anführbar, bei welchen »die mangelnde Funktionsstörung ein fast ausnahmslos vorhandenes und außerordentlich in die Augen springendes Symptom« darstellt[3]. Denn es zeigen andre Fälle direkt, wie Bing in seiner zusammenfassenden Arbeit über angeborene Muskeldefekte[4] im einzelnen hervorhebt, daß immerhin, trotz des vikariierenden Eintretens andrer Muskeln für die fehlenden, diese oder jene besonderen Bewegungen nicht möglich sind.

Auch im Falle Pulawski[5] war ebenso wie im Falle II Rieders (s. vorn)[1] die Hebung des Armes bis zur Senkrechten nicht möglich, während »alle übrigen Schulter- und Armbewegungen genau und mit gehöriger Kraft« ausführbar waren. Und im Falle Bartels fiel z. B. ein Unterschied in der Bewegung der Scapula beim Seitwärtsheben der Arme, raschere Ermüdbarkeit des Armes der Defektseite u. dgl. m. auf und wird auch von Brustbeklemmungen berichtet[6].

Besonders bemerkenswert ist aber die in Haeckels Falle[7] beobachtete Tatsache, daß gegenüber gesteigerten Arbeitsaufgaben ein Unterschied in der Leistungsfähigkeit der Arme und in ihrer Ermüdbarkeit auftrat, während vorher »nie ein Unterschied in den Armen zum Bewußtsein gekommen« war; und ebenso auch die Mitteilung Seitzs, daß der betreffende Mann, obwohl der Arm der Defektseite

---

[1] Nach Rieder, a. a. O. S. 65, konnte in diesem Falle II die linke Oberextremität nicht so hoch, wie die rechte in vertikaler Richtung gehoben werden.

[2] Schlesinger, a. a. O. S. 27.

[3] Bing, a. a. O. Virch. A. 170. Bd. S. 213.

[4] Bing, a. a. O. S. 214.

[5] Pulawski, a. a. O. S. 599.

[6] Bartels, a. a. O. S. 7 bzw. 3.

[7] Haeckel, a. a. O. S. 476.

»immer etwas schwächer war, seiner Beschäftigung als Bauernknecht ohne Beschwerde« nachkam, bis endlich raschere Ermüdbarkeit und »bei angestrengter Arbeit Atembeschwerden« beobachtet wurden[1]).

Nach alledem wird also wohl anzunehmen sein, daß die laterale Thoraxspalte von Verschiedenheiten und Abänderungen im Bereiche der Muskulatur begleitet ist, die geeignet sind, sowohl Asymmetrien der Brustwirbelsäule und des Brustkorbes als auch darüber hinausgreifende Krümmungen der Hals- und Lendenwirbelsäule herbeizuführen, wie solche auch tatsächlich an dem von mir beschriebenen Präparat in ausgeprägtem Maße sich vorfinden.

Zur Vervollständigung dieser Darlegungen sei noch auf die Angaben hingewiesen, die man bei den Autoren über die bei seitlicher Brustspalte vorkommende kompensatorische Hypertrophie gewisser Muskel bzw. Muskelteile antrifft. So wird im Falle Haeckels[2]), in Rieders Fall I und von Schlesinger kräftigere Entwicklung des Musc. deltoideus angegeben, die in Rieders Fall I im besonderen den Schlüsselbeinanteil betraf[3]), in Schlesingers Fall neben dürftigerer Entwicklung der oberen Anteile des M. cucullaris vorhanden war[4]). Auch im Falle Seitz fand sich die Clavicularportion des Deltamuskels, aber mit ihr zugleich der Cucullaris stärker entwickelt[5]). Bartels berichtet von stärkerer Ausbildung des vom Griff des Brustbeins entspringenden Teiles des Pectoralis major neben Hypertrophie des Cucullaris[6])[7]). Für die besonders auffällige Entwicklung des Deltamuskels des nur wenig über 4 Monate alten Kindes im Falle Eppingers (vgl. S. 383) könnte aber allerdings in Anbetracht des zugleich bemerkten abnorm breiten Ursprunges dieses Muskels die Annahme einer angeborenen Anomalie zur Erklärung herangezogen werden[8]).

---

1) Seitz, a. a. O. S. 335.

2) Haeckel, a. a. O. S. 475.

3) Rieder, a. a. O. S. 62.

4) Schlesinger, a. a. O. S. 26.

5) Seitz, a. a. O. S. 336.

6) Bartels, a. a. O. S. 4.

7) Eine stärkere Entwicklung des M. cucullaris der Defektseite erwähnt auch Rieder (a. a. O. S. 68) von seinem III. Fall.

8) Kompensatorische Hypertrophie des M. deltoides bei Fehlen der Sternocostalportion des M. pect. maj. und Defekt des Pectoralis min. wird übrigens auch beobachtet, wenn keine Thoraxspalte zugleich vorliegt. Ihre Ausbildung erfolgt dabei allmählich, ebenso wie auch die der Abflachung des Thorax auf der Seite des Muskeldefektes, die z. B. im Falle Joachimsthals (Üb. einen Fall v. angeborenem Defekt an der rechten Thoraxhälfte usw. Berliner Klin. Wochenschr.

Unter allen Umständen wird man sich angeregt fühlen, die besagten Muskelhypertrophien zur Erklärung jener Veränderungen in Anspruch zu nehmen, die am Schlüsselbein der Defektseite am häufigsten beobachtet wurden, nämlich zur Erklärung der mehr oder minder mit besonderer Krümmung kombinierten Verdickung namentlich seines mittleren Gebietes.

Beispiele hierfür bieten die Fälle SEITZS[1]), HAECKELS[2]), und PULAWSKIS[3]) sowie auch die Fälle RIEDERS insofern, als im III. stärkere Krümmung und Verdickung, im I. eine Verdickung jedoch ohne Änderung der Krümmung, im II. eine auffallende Entwicklung des acromialen Endes der Clavicula, also im Ansatzgebiete der Clavicularportion des Pectoralis major erwähnt werden[4]). Für die m. m. übereinstimmenden Befunde, welche, wie ich auf S. 378, 379 angeführt habe und die Fig. 1 und 3 erkennen lassen, die rechte Clavicula des beschriebenen Präparates darbietet, würde also in Analogie mit den genannten Fällen, die Annahme einer hypertrophischen Ausbildung der Clavicularportionen des M. pectoralis major, des Deltoideus bzw. Cucullaris eine befriedigende Erklärung abgeben.

Wesentliche Einbuße an Stichhaltigkeit erleidet diese Annahme dadurch wohl kaum, daß in einigen Fällen auch ein m. m. abweichendes Verhalten des Schlüsselbeines der Defektseite angegeben ist, so im Falle VOLKMANN-FREUND[5]) und in dem BARTELS'[6]), in denen es allerdings als stark gebogen, nicht aber ausdrücklich als verdickt beschrieben ist; SCHLESINGER wieder fand es sogar im Vergleiche zum normalen Schlüsselbein der andern Seite »sehr gerade und gestreckt«[7]), was sich aber vielleicht damit in Zusammenhang bringen ließe, daß. wie ich schon angeführt habe, im Falle SCHLESINGERS die oberen Anteile des Cucullaris dürftiger entwickelt schienen und nur der Deltamuskel stärker ausgebildet war.

Endlich ist zu erwähnen, daß ich in keinem der Fälle lateraler Thoraxspalte, die mir bekannt wurden, eine Verkürzung des Schlüsselbeines der Defektseite angegeben fand. Daß gleichwohl, wenigstens in den Fällen aus vorgerückterem Lebensalter, eine solche Verkürzung bestand, jedoch den Untersuchern nicht auffiel, hat aber

---

1896. Nr. 36. S. 805), der ein 11 Jahre altes Mädchen betraf, erst im Laufe der Jahre auffällig wurde und darauf hinweist, daß die Muskulatur auf den Thorax einen formgestaltenden Einfluß ausübt.

[1]) SEITZ, a. a. O. S. 336.

[2]) HAECKEL, a. a. O. S. 476.

[3]) PULAWSKI, a. a. O. S. 598.

[4]) RIEDER, a. a. O. S. 67, 62, 65.

[5]) VOLKMANN, a. a. O. S. 192.

[6]) BARTELS, a. a. O. S. 4.

[7]) SCHLESINGER, a. a. O. S. 26.

mit Rücksicht auf die (S. 395, 396) angeführten Literaturangaben, die eine Verkleinerung des Brustumfanges der Defektseite dartun, und im Hinblick auf die Befunde von Schlüsselbein- und Rippenverkürzung des beschriebenen Präparates alle Wahrscheinlichkeit für sich.

Es erübrigt nun noch über die Angaben zu berichten, die sich in der Literatur in Betreff des Verhaltens des Schulterblattes der Defektseite und bezüglich des Brustbeines vorfinden.

Was zunächst den Höhenstand der Schulter anlangt, so entsprechen die in dieser Beziehung von den Untersuchern angegebenen Verschiedenheiten im allgemeinen denen, die im Verhalten der Wirbelsäulenkrümmungen bestehen.

Es wird im Falle II Rieders[1]) und im Falle Schlesingers[2]) angegeben, daß die Schulter bzw. das Schulterblatt der Defektseite höher stand; ebenso verhielt sich die Schulter im Falle Haeckels[3]) und im Falle Pulawskis[4]); im letzteren fand sich der untere Scapulawinkel um 2 cm höher stehend. In beiden letztgenannten Fällen ist überdies angegeben, daß das Schulterblatt der Wirbelsäule näher lag und daß es[5]) zugleich vom Brustkorb (nach Art einer Scapula alata) abgehoben war.

Auch im Falle Ried-Schlözer[6]) zeigte sich das Schulterblatt, aber »sehr unbedeutend« in die Höhe geschoben. In diesem Falle eines 5 J. alten Mädchens ist die Wirbelsäule, wie bereits erwähnt wurde, als normal bezeichnet und wurde der etwas höhere Stand der Schulter auf die schon angeführte stärkere Wölbung der mittleren Rippen dieser d. i. der Defektseite bezogen.

Von letzterem Falle abgesehen fällt, wie aus der Zusammenstellung der Anmerkung 5 S. 397 zu entnehmen ist, der Schulterhochstand mit der anderselben Seite, d. i. auf der Defektseite bestehenden Konvexität der Dorsalkrümmung (in den Fällen Haeckels, Schlesingers und Nr. II Rieders und wohl auch in Pulawskis Fall) zusammen.

Im Gegensatze hierzu, aber in Übereinstimmung mit den betreffenden Befunden des von mir hier beschriebenen Präparates, war im Falle Bartels[7]) und auch im Falle I Rieders[8]) auf der Defektseite Tieferstehen der Schulter gegeben; und zwar im Falle Bartels in so beträchlichem Maße, daß das Acromion beiläufig $1^1/_2$ cm tiefer stand und die Schulter als steiler abfallend bezeichnet ist.

Als Eigentümlichkeit des Falles Bartels ist dabei ebenfalls eine Annäherung des inneren Scapularandes an die Mittellinie und zugleich

1) Rieder, a. a. O. S. 65.
2) Schlesinger, a. a. O. S. 26.
3) Haeckel, a. a. O. S. 474.
4) Pulawski, a. a. O. S. 599.
5) Im Falle Pulawskis.
6) Ried-Schlözer, a. a O. S. 256.
7) Bartels, a. a. O. S. 4.
8) Rieder, a. a. O. S. 62.

eine Abhebung vom Thorax gegeben; beides in höherem Grade am Angulus scapulae als an ihrem Körper, so daß sie als »etwas geflügelt und nach vorn übergekippt« geschildert wird[1][2]. — Sowohl im Falle BARTELS als im genannten I. Fall RIEDERS wurde (vgl. Anm. 5 S. 397) zugleich mit dem Tiefstand der Schulter eine gleichseitige Dorsalkonkavität beobachtet. Und eine solche tritt ja, wie bereits S. 377 und an der Fig. 2 gezeigt wurde, auch an dem hier beschriebenen Präparate zutage und wird augenscheinlich in ihrer Wirkung in Betreff des Schulterstandes durch die entgegengesetzte Krümmung der obersten Teile der Brustwirbelsäule nicht ausgeglichen[3].

Von besonderem Interesse für die Fragen, die uns das hier beschriebene Präparat vorlegt, ist jedoch die Tatsache, daß auch bereits in einigen Fällen der Literatur ein Kleinersein des Schulterblattes der Defektseite angegeben ist; so bezeichnet RIEDER dasselbe in seinem II. Falle als »kürzer«[4], in seinem III. Falle als »schlechter entwickelt«[5]; SCHLESINGER[6] erwähnt eine »geringfügige Hypoplasie der Scapula«.

---

1) BARTELS, a. a. O. S. 6.

2) Zur Erklärung für diese Stellungsveränderung des Schulterblattes sei hier nebenbei darauf hingewiesen, daß im Falle BARTELS die Mm. rhomboidei der betreffenden (linken) Seite vollständig zu fehlen schienen (s. a. a. O. S. 6) und daß vom Serratus anticus erst von der 5. Rippe abwärts schwache Muskelbündel zu fühlen waren (BARTELS, a. a. O. S. 5).

Vollständiger Mangel des Serratus ist in den Fällen HAECKELS und PULAWSKIS angegeben (a. a. O. S. 475 bzw. 599), und erklärt die von denselben bereits angeführte flügelartige Schulterblattstellung.

Auch in zwei andern Fällen, in welchen, so wie in den beiden letztgenannten, das Schulterblatt der Defektseite höher und vom Thorax weiter abstand, in den Fällen II und III RIEDERS, wurden Anomalien des Serratus beobachtet, indem im Falle II seine Zacken gar nicht (s. a. a. O. S. 65) im Fall III nur schwach entwickelt waren (RIEDER, a. a. O. S. 68).

3) In welche der beiden Gruppen von Fällen, die also nach dem Hoch- und Tiefstande der Schulter der Defektseite unterschieden werden können, der SEITZsche Fall einzureihen ist, läßt sich nicht eingehend verfolgen. Die kurzen Angaben SEITZS (a. a. O. S. 336) gehen dahin, daß die Wirbelsäule »eine leichte Skoliose nach links« zeigte, und daß die »linke Clavicula tiefer« stand, welch letzterer Umstand wohl annehmen läßt, daß auch der Schulter dieser, d. i. der Defektseite, Tiefstand zukam. Ob aber wirklich, wie RIEDER (a. a. O. S. 76) annimmt, in diesem Falle SEITZS, ebenso wie in seinem Falle II und in dem HAECKELS, »Ausbiegung der Brustwirbelsäule nach der dem Defekt entgegengesetzten Seite vorhanden« war, erscheint immerhin fraglich.

4) RIEDER, a. a. O. S. 64.

5) RIEDER, a. a. O. S. 68.

6) SCHLESINGER, a. a. O. S. 28.

In HAECKELS Fall war die Scapula »in allen ihren Dimensionen kleiner«; HAECKEL fügt bei, daß ihre Basis »nur 13 cm lang gegen 15,5 cm auf der gesunden Seite« ist[1]), womit er eine noch bedeutendere Verkürzung festgestellt hat, als das Schulterblatt des hier beschriebenen Präparates darbietet (vgl. S. 376, 377).

In einer verhältnismäßig größeren Anzahl von Fällen lateraler Thoraxspalte und zwar auch in solchen des Kindesalters traf ich Befunde des Brustbeines angegeben, die in verschiedener Beziehung mit denen des beschriebenen Präparates übereinstimmen. Die Erklärung hierfür liegt wohl, abgesehen von dem Umstande, daß das Brustbein auch am Lebenden der Untersuchung und Messung besonders zugänglich ist, darin, daß augenscheinlich auf dieses bzw. auf seine Anlage schon zur Zeit der Entstehung des Defektes ein seine Ausbildung und zwar besonders seine Längenentwicklung beeinträchtigender Einfluß ausgeübt wird.

Es sei in letzterer Beziehung zunächst auf die (S. 381) ausführlich mitgeteilten Angaben EPPINGERS verwiesen, der ja an der Leiche des betreffenden, fast $4^1/_2$ Monate alten Knaben das Brustbein 4,7 cm lang fand. Es bedeutet dies eine Verkürzung um etwa 5 cm, wenn man berücksichtigt, daß nach LIHARŽIK[2]) unter normalen Verhältnissen bei Knaben die Brustbeinlänge mit dem 3. Monat 9 cm und mit dem 6. 10 cm erreicht und demnach für das Alter von $4^1/_2$ Monaten auf beiläufig $9^1/_2$ cm zu veranschlagen ist. Jedenfalls ist die Verkürzung des Brustbeines im Falle RITTER-EPPINGERS eine sehr beträchtliche, da ja schon bei neugeborenen Knaben mittlerer Körperlänge LIHARŽIK dasselbe 7 cm lang fand und da es selbst bei neugeborenen Mädchen nach L. 6 cm mißt[3]).

Auf Verkürzungen des Brustbeines lassen sich ferner auch jene Angaben beziehen, in welchen, wie im Falle FRICKHOEFFERS[4]) eines 14 Jahre alten und in dem BARTELS'[5]) eines 11 Jahre alten Knaben, der Processus ensiformis als »rudimentär« bezeichnet wird; im Falle RIED-SCHLÖZERS, der ein 5 Jahr altes Mädchen betraf, erschien das Brustbein »etwas zu kurz«, was dabei auf die Bildung eines stumpfvorstehenden Winkels in seiner Mitte bezogen wird[6]); noch aus-

---

1) HAECKEL, a. a. O. S. 476.

2) LIHARŽIK, Das Gesetz des Wachstums und der Bau des Menschen. Wien 1862. S. 16.

3) Vgl. LIHARŽIK, a. a. O. S. 16, 18.

4) FRICKHOEFFER, a. a. O. S. 474.

5) BARTELS, a. a. O. S. 7, 8.

6) RIED-SCHLÖZER, a. a. O. S. 256.

gesprochener ist die Angabe SCHLESINGERS[1]), nach welcher in seinem einen 22 Jahre alten Mann betreffenden Fall das Sternum unter Einsenkung seiner unteren Abschnitte »kürzer als in der Norm« erschien und der Proc. xiphoides »nicht zu tasten« war.

Auf Grund von Messungen wird aber außer von EPPINGER auch noch von SEITZ und von PULAWSKI über Verkürzung des Brustbeins berichtet: es wird seine Länge von SEITZ[2]) (in dessen Fall eines 28 Jahre alten Mannes) mit 16,5 cm angegeben, von PULAWSKI[3]) (bei seinem 36 Jahre alten Mann) mit 12 cm, wobei PULAWSKI zur Kennzeichnung des bedeutenden Grades der Verkürzung einschaltet, daß die Sternumlänge bei einem normalen Menschen derselben Körpergröße 24 cm betrage.

An dem hier beschriebenen Präparat mißt, wie ich bereits S. 375 anführte, das Brustbein, dessen Proc. xiphoides dabei nur geringgradig ausgebildet ist, beiläufig 15 cm, was eine ansehnliche Verkürzung bedeutet, auch wenn man nach LIHARŽIK die Brustbeinlänge am Ende des Wachstums (d. i. am Ende der 24. Epoche LIHARŽIKS = den 300. Monat oder 25. Jahr) für Männer auf 22 cm (bzw. für das weibliche Geschlecht auf 21 cm) ansetzt[4]) oder wenn man selbst mit KRAUSE[5]) beim Mann die Länge des Brustbeines auf nur 18 cm (bzw. beim Weib auf 16 cm) veranschlagen will.

Endlich ist noch darzulegen, daß sich auch in Betreff der am beschriebenen Präparat auffallenden Breite, Gestalt und Drehung des Sternums (s. S. 373, 375, 376) in der Literatur der lateralen Thoraxspalte Analogien ergeben und daß besonders in einzelnen Fällen und Beziehungen übereinstimmende Angaben sich vorfinden.

So bezeichnet z. B. FRICKHOEFFER[6]) das Brustbein in seinem Fall als »breiter«, wie im normalen Zustand; und anderseits wurde von EPPINGER, wie ich schon anführte (s. S. 381), bei einer Breite des Sternums des betreffenden Kindes von 13 mm der den Defekt begrenzende Sternumrand leicht konkav ausgeschweift gefunden und von SEITZ anstatt der Ansatzstelle der 2. linken Rippe 3 cm unterhalb der Incis. semil. manubrii ein 3 cm langer bis 1,5 cm breiter

---

1) SCHLESINGER, a. a. O. S. 26.

2) SEITZ, a. a. O. S. 336.

3) PULAWSKI, a. a. O. S. 598.

4) Vgl. LIHARŽIKS Tabellen a. a. O.

5) W. KRAUSE, Handbuch der menschlichen Anatomie. 3. Aufl. II. Bd. Hannover 1879. S. 947.

6) FRICKHOEFFER, a. a. O. S. 474.

halbmondförmiger Defekt des Randes beobachtet[1]); Befunde, die an den von mir beschriebenen flach buchtigen Einschnitt des Brustbeinrandes (s. S. 373) bzw. an die Verbreiterung des Sternums des beschriebenen Präparates (s. S. 375) erinnern.

Weiter finden sich Angaben, die an die muldige Einsenkung des unteren Körperteiles und an die tiefere Lage des Randeinschnittes gemahnen, von denen in der Beschreibung des Sternums S. 376 die Rede ist und zwar, wie aus den Anführungen auf S. 388 erhellt, bei FRORIEP, ferner auch bei SCHLESINGER[2]), der berichtet, daß das Sternum in seinen unteren Abschnitten »ein wenig eingesunken« erscheine, und bei PULAWSKI, der angibt, daß das Sternum, dessen Manubriumabschnitt abgeflacht war, auf der Defektseite sich »nach hinten (nach innen) verkrümmt« finde[3]).

In andern Fällen wieder wird durch die Angabe, daß der Brustbeinrand im Bereiche des Rippendefektes »etwas mehr nach vorn gedreht« (BARTELS)[4]), oder daß er unterhalb desselben »wesentlich nach vorn gekrümmt« sei, daran erinnert, daß ja auch an dem von mir beschriebenen Präparat, der schraubenförmigen Drehung des Brustbeines entsprechend, gewisse Gebiete desselben auf der Defektseite verhältnismäßig stärker hervortreten (vgl. S. 376).

Mehrfachen Eigentümlichkeiten des Befundes, und im besonderen auch der am beschriebenen Präparate (vgl. S. 376) so auffälligen Vorwölbung des Sternumrandgebietes der nicht vom Defekt betroffenen Seite, entsprechen aber am meisten noch die Angaben, welche sich bei RIEDER bezüglich des Sternums seiner Fälle I und II finden. Nach seiner Beschreibung war im Fall I das Sternum eigentümlich asymmetrisch gestaltet; es trat an der Stelle, wo der Sternalansatz der 2. linken Rippe sein sollte, stumpfwinkelig zurück und bildete in seinen unteren Teilen »die wellenartig aufgeworfene« Abgrenzung der Thoraxeinsenkung[5]). In RIEDERS II. Fall zeigte das Sternum — dessen oberer Teil übrigens nach Art einer Trichterbrust mit seinen Rippenansätzen in einem scharf vorspringenden Winkel abgeknickt war, während den unteren Teil eine kleinapfelgroße grubenartige Einsenkung einnahm[6]) — »an der Vereinigung mit dem

[1]) SEITZ, a. a. O. S. 336.
[2]) SCHLESINGER, a. a. O. S. 26.
[3]) PULAWSKI, a. a. O. S. 598, 599.
[4]) BARTELS, a. a. O. S. 4.
[5]) RIEDER, a. a. O. S. 63.
[6]) RIEDER, a. a. O. S. 65.

6., 7., 8. Rippenknorpel eine kammartige Erhebung, welche median-wärts in eine tiefe Grube bzw. in die unteren Teile des Epigastriums ausläuft« [1]).

Aus der Gesamtheit dieser Angaben ergibt sich, daß m. m. ähnliche Eintiefungen, Vorwölbungen und Krümmungen, wie sie am Brustbein des hier beschriebenen Präparates bestehen, in allen Fällen lateraler Thoraxspalte sich fanden, die im vorgerückteren Kindesalter und bei Erwachsenen zur Beobachtung kamen, während sie von dem beiläufig 4½ Monate alten Kinde des Falles Ritter-Eppinger nicht angeführt sind. Es drängt sich daher um so mehr, wie schon von vornherein, die Annahme auf, daß sie, im Gegensatz zu der Verkürzung des Sternums und zu seiner Randeinbuchtung im Defektbereich, nicht angeborene Anomalien darstellen, sondern unter funktionellen Einflüssen erst im Laufe des Wachstums zur Ausbildung gelangten.

Wenn wir so die Entstehung der einen Anomalien des Brustbeines im Sinne Roux' [2]) in die Periode der organbildenden oder embryonalen Entwicklung, die der andern in die Periode der funktionellen Entwicklung verlegen und ihre Ausbildung auf die von Roux unterschiedenen Perioden des selbständigen bzw. des von der Funktionierung abhängigen funktionellen Wachstums [3]) beziehen, so ist damit selbstverständlich nicht gemeint, daß die an sich bestehende verminderte Befähigung zum Längenwachstum, die in der Verkürzung des Sternums sich äußert, als unbeeinflußt von funktionellen Einwirkungen gedacht werden sollte.

Es dürfte anzunehmen sein, daß, wie es im Begriffe der von Roux [4]) vermuteten Übergangsperiode zwischen jenen beiden Perioden liegt, auf das Längenwachstum des Brustbeines auch funktionelle Verhältnisse Einfluß übten, aber mehr im Sinne einer Beeinträchtigung desselben als in dem einer Steigerung, die ja zu einer Ausgleichung des in der veranlagten Verkürzung des Brustbeines gegebenen Mangels

---

1) Rieder, a. a. O. S. 66.

2) W. Roux, Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881. S. 180 bzw. Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. II. Bd. Nr. 20, S. 281. (Über die Bestimmung der Hauptrichtungen usw. Breslauer ärztl. Zeitschr. 1885. Nr. 6) und Nr. 28, S. 909 (Über die Spezifikation der Furchungszellen usw. Biolog. Centralbl. 1893. XIII. S. 666).

3) W. Roux, Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen. 1. Heft. Leipzig 1905. S. 96, 97.

4) W. Roux, Ebenda, 1. Heft. S. 96.

geführt hätte, wofür die nur 15 cm betragende Länge des Brustbeines keineswegs spricht. Hingegen werden wir uns nicht ohne Wachstumssteigerung durch funktionelle Einwirkungen die Ausbildung der besonderen Breite des Brustbeines denken können, die am beschriebenen Präparat (und auch in einzelnen andern Fällen lateraler Thoraxspalte) (s. S. 375 bzw. 404) auffiel und im besonderen um so mehr auffallen mußte, als der Körper des Brustbeines zugleich in der ganzen Ausdehnung seines flachbuchtigen Einschnittes eine beträchtliche Verdünnung bis auf 2 mm zeigt[1]).

In dieser Kombination von Verbreiterung und Verdünnung des Brustbeines, die uns ein Beispiel für das durch Roux[2]) vom Massenwachstum unterschiedene rein dimensionale Wachstum darbietet, ist unmittelbar auf besondere »gestaltende Ursachen«, auf »Ursachen der Örtlichkeit« (Roux)[3]) hingewiesen, in Betreff deren sich auch Vermutungen werden äußern lassen.

Immerhin zeigte sich also in Beziehung auf das Brustbein jene erste Frage, die ich mir vorlegen mußte (s. S. 380), nicht unzugänglich[4]).

---

1) Während normalerweise dem Körperteile des Brustbeines Erwachsener eine Dicke von 8 mm zukommt (vgl. Krause, a. a. O. S. 84).

2) W. Roux, Ziele und Wege der Entwicklungsmechanik. Merkel-Bonnets Ergebnisse. Bd. II. 1892. S. 434. Anm. 1 (Ges. Abh. II. S. 81); Vorträge. 1. Heft. S. 188.

3) W. Roux, Ziele a. a. O. S. 434. (Ges. Abh. II. S. 82.)

4) Verwertbar erscheint auch ein Fall Kalischers, in dem ohne Bestehen lateraler Thoraxspalte, »das Brustbein erheblich verkürzt«, »verbreitert und nach links verschoben« sich fand und zwar bei Mangel des sternocostalen (und abdominalen) Teiles des Musc. pectoralis major, sowie des Pectoralis minor und der meisten Zacken des Serratus anticus major der rechten Seite.

Es handelte sich in diesem (III.) Falle Kalischers um ein 11jähriges Mädchen, an welchem noch, außer geringer Entwicklung der rechten Brustwarze und atrophischer Hautbeschaffenheit dieser Brustseite (bei Mangel der rechten Brustdrüse): Schiefheit des Thorax (Eingesunkensein und Verschmälerung seiner rechten Hälfte, während die linke stark gewölbt und schräg, weit vorstehend geschildert wird), Einsenkung der Rippen unterhalb des kurzen Brustbeines, Hochstand der rechten Schulter und die Erscheinungen eines Mangels des linken Musc. serrat. ant. maj. (Abstehen des unteren medialen Teiles der linken Scapula) ferner kyphotische Verkrümmung der oberen Dorsal- und der unteren Halswirbelsäule, endlich auch Verkürzung und Verschmälerung der rechten Hand bei Syndactylie auffielen.

Nach der Angabe Kalischers (Über angeborene Muskeldefekte. Neurolog. Centralblatt 1896. XV. Jahrg. Nr. 16. S. 740) bot das betreffende Mädchen »die Anomalien«, die an ihr beobachtet wurden, gleich bei der übrigens normal verlaufenen Geburt dar.

In ähnlichem Maße lassen sich brauchbare Anhaltspunkte auch für die Erwägung gewinnen: welche von den an andern Knochen der Nachbarschaft des Thoraxdefektes auffallenden Veränderungen, ob im besonderen die Verkürzung der benachbarten Rippen, sowie die Verkürzung des gleichseitigen Schlüsselbeines und Schulterblattes als angeboren, d. h. als veranlagt anzusehen sind, ob also das verminderte Längenwachstum dieser Knochen in der Anlage begründet ist, oder ob es ein Ergebnis des späteren Lebens und einer funktionellen Anpassung an den gegebenen Thoraxdefekt darstellt.

Es sei dabei vorläufig davon abgesehen, daß in diese Frage auch die Befunde einzubeziehen wären, die sich mir zugunsten der Annahme gesteigerten Längenwachstums bei einigen vergleichenden Messungen ergaben, auf die erst später (s. S. 437—441) einzugehen ist. Für die zunächst folgenden Erörterungen sollen nur die bisher ermittelten bzw. angeführten Tatsachen und Literaturangaben in Betracht gezogen werden.

Eine gewisse Grundlage für die Annahme funktioneller Wachstumsvorgänge bieten schon die (s. S. 398, 399) angeführten Literaturangaben dar über das Vorkommen von Funktionsstörungen im Schulter- und Armgebiet und auch bei Atembewegungen in Fällen, die zugleich ein Kleinersein des Schulterblattes der Defektseite (vgl. S. 402, 403) feststellen ließen [1]).

[1]) Auch der Fall, den O. Piering veröffentlichte (Über einen Geburtsfall bei Atresia ani vaginalis und rudimentärem Kreuzbein. Kongenitaler Defekt des rechten Serratus antic. maj. und des rechten Rippenbogens. Zeitschrift für Heilkunde. X. Bd. 1890. S. 215ff.), dürfte hier anzuführen sein. Es zeigte sich bei der betreffenden 23 Jahre alten Magd (bei der die 8. rechte Rippe, besetzt mit einem rudimentären Knorpel, 9 cm von der Mittellinie, die 9. und 10. Rippe 8 bzw. 17 cm davon entfernt frei endeten und der rechte M. pector. maj. und der Latissim. dorsi merklich schwächer waren) die rechte Scapula, unter fast völligem Ausfall der Wirkung des rechten M. serratus antic. major (bei geringerer Ausbildung desselben, sowie des M. infraspin. und stärkerer der oberen Cucullaris-Portion), nicht nur höher und mit ihrem unteren Winkel medianwärts gestellt, sowie flügelförmig abgehoben, sondern auch »um nicht ganz 1 cm kleiner« (S. 220 bzw. 219, 216, 217). Dabei ließ sich der rechte Arm, wie Piering besonders betont, weder in seitlicher, noch in der Richtung nach vorwärts, weder aktiv noch passiv bis zur Vertikalen erheben (S. 220), und die besagte Magd war gewohnt, ihre »zumeist recht schweren Arbeiten« »mit der linken Hand zu verrichten« (S. 215).

Die Bedeutung dieser funktionellen Verhältnisse erfährt dadurch, daß zugleich nach Piering die rechte Hand nicht als weniger gebrauchsfähig bezeichnet (S. 215) und auch kein Unterschied zwischen beiden Thoraxhälften bei forcierten

Und weiter dürfte sich, was im besonderen das Schulterblatt des hier beschriebenen Präparates anlangt, zugunsten derselben Annahme der Abhängigkeit seiner Verkleinerung von Funktionsstörungen der Umstand anführen lassen, daß ja, wie ich schon S. 378 berichtete, trotz der übrigen Verkleinerung, an seinem Rabenschnabelfortsatz und besonders an seiner Gelenkgrube keine auffällige Verringerung der Maße besteht und vielmehr am Acromion eine Verbreiterung nachweisbar ist; mit der Annahme einer angeborenen, veranlagten Hypoplasie scheinen mir diese örtlichen Verschiedenheiten weniger gut vereinbar.

Und im gleichen Sinne dürfte auch, was die Verkürzung der dem Defekt benachbarten Rippen und die Verkürzung des Schlüsselbeines dieser Seite anlangt, von Belang sein, daß gegen die Annahme einer hypoplastischen Veranlagung die im allgemeinen (bis auf die geschilderten seitlichen und vorderen Gebiete) ziemlich wohl entwickelte Breite und Dicke der betreffenden Rippen (vgl. S. 374, 379),

---

Respirationsbewegungen angegeben werden kann (S. 220), m. E. nicht wesentlich Abbruch.

Einen wertvollen Beitrag zu diesem Fragepunkt bietet ferner die Mitteilung von BRUNS und KREDEL (Über einen Fall von angeborenem Defekt mehrerer Brustmuskeln mit Flughautbildung. Fortschr. der Medizin. 8. Bd. 1890. Nr. 1. S. 1ff.). Bei dem betreffenden 12 Jahre alten Knaben, dem unter Abflachung der linken Thoraxhälfte der sternocostale Teil des M. pectoralis maj., ferner der Pectoralis minor und der Serratus antic. maj. vollständig fehlten (S. 2), fiel »die abnorme Kleinheit der linken Scapula (innerer Rand r. 13,5, l. 11,5 cm; Durchmesser vom Acromialende der Clavicula zum Angulus scapulae r. 18, l. 15 cm) und ihre fehlerhafte Stellung in die Augen« (S. 3). Letztere (Hochstand der linken Schulter und relative Annäherung an die Wirbelsäule) wird durch die antagonistische Wirkung des oberen Cucullaristeiles, des Levator scap. und der M. rhomboidei (S. 3) bzw. (in Betreff des im Vergleich zu typischen Serratuslähmungen geringgradigen Hervortretens des inneren Randes und unteren Winkels, der nicht näher als der obere an der Wirbelsäule stand) durch das Fehlen des Zuges des Pectoralis minor und durch die geringere Schwere des (dystrophisch verkürzten und auch mit Syndaktylie behafteten) linken Armes, ferner durch das Fehlen des Pectoralis maj. erklärt (S. 3, 5). Besonders hervorzuheben ist aber, daß nach den Angaben BRUNS und KREDELS der besagte Knabe im Klettern und Reckturnen sehr geübt und ein guter Schwimmer war (S. 4), anderseits, daß dabei doch (auch nach operativer Durchschneidung der »Flughaut«) der Arm nicht über die Horizontale gehoben werden konnte (S. 4, 5). Die Ausführung dieser Bewegung wurde nur durch Beugung des Rumpfes nach rechts ermöglicht, worauf daher zum größten Teile die nach der Seite des fehlenden Serratus hin konvexe Skoliose der Wirbelsäule bezogen wird (S. 6 bzw. 4).

Bemerkenswert ist dabei noch, daß in diesem Falle BRUNS und KREDELS die Schlüsselbeine sich gleich lang fanden (S. 3).

bzw. die sogar beträchtlich gesteigerte, hyperplastische Dicke des Schlüsselbeines (s. S. 379) in Betracht kommen.

Wenn ich mich demnach der Ansicht zuneige, daß die Verkürzung und Randeinbuchtung des Brustbeines im Defektbereich auf Störungen der embryonalen Entwicklung, seine übrigen Anomalien aber und ebenso auch die Verkürzung und sonstigen Eigentümlichkeiten der dem Defekt benachbarten Rippen und des Schlüsselbeines und des Schulterblattes dieser Seite auf Einflüsse bzw. auf Störungen des funktionellen Wachstums zu beziehen seien, so verhehle ich mir keineswegs, daß diese Auffassung Schwierigkeiten in sich birgt.

Wegen derselben dürfen aber meines Erachtens jene Schwierigkeiten nicht unterschätzt werden, die sich bei dem Versuche ergeben würden, auch die Verkürzung der letztangeführten Knochen oder gar noch andre ihrer Anomalien auf Grund der Annahme embryonaler Entwicklungsstörungen zu erklären. Wir hätten dabei ja zu vereinbaren, daß die etwa vorausgesetzten hypoplastischen Verhältnisse nur in Betreff des Längenwachstums wirksam blieben, hingegen in Betreff des Dickenwachstums des Schlüsselbeines oder eines großen Gebietes der in Betracht kommenden Rippen oder im Bereiche der Fortsätze des Schulterblattes zur Überkompensierung gelangten oder wenigstens ausgeglichen wurden — eine Vorstellung, bei der man immerhin doch wieder ohne die Annahme örtlicher funktioneller Einwirkungen nicht auszukommen vermag.

Bei der von mir bevorzugten Auffassung stehen wir vor der allerdings ebenfalls schwierigen Frage, ob sich funktionelle Einwirkungen bzw. Störungen denken lassen, welche zu einer Beeinflussung — sei es in ungünstiger oder günstiger Weise — des Längenwachstums führen, während wieder andre zugleich und daneben, örtlich oder sogar in ausgebreitetem Maße normales oder auch vermindertes oder gar gesteigertes Dickenwachstum bewirken.

Wir sind damit unmittelbar vor jene zweite Frage gestellt, die ich (S. 380) mir zur Aufgabe machte, vor die Frage nach den Umständen und nach Art und Weise der Entstehung der Veränderungen, die das beschriebene Präparat darbietet, und es sollen nun nach dieser Richtung hin zunächst die auf angeborne Veranlagung bezogenen und zum Schlusse die als Ergebnis des funktionellen Wachstums betrachteten ihre Erörterung finden. Bei letzterer Gelegenheit dürfte es sich dann auch nötig erweisen, einige Bemerkungen

über die Inaktivitätsatrophie der Knochen in der Wachstumsperiode beizufügen, sowie über die bereits angedeuteten vergleichenden Messungen zu berichten.

Es wird in ersterer Beziehung, in Betreff der Entstehungsart der Thoraxlücke selbst und der übrigen auf embryonale Veranlagung bezogenen Veränderungen, von vornherein und in Anbetracht der schon berichteten Befunde, die sich Ritter, Klebs und Eppinger (s. S. 384) in dem mitgeteilten Falle darboten, der Gedanke an eine mechanisch bedingte Entwicklungshemmung in jedem Falle lateraler Thoraxspalte als besonders naheliegend anzusehen sein.

Für eine solche Annahme haben sich, außer Froriep, wie schon erwähnt wurde (S. 389), auch Seitz[1]) und Rieder[2]) ausgesprochen, wobei ersterer, ebenso wie Froriep, die Möglichkeit ins Auge faßt, daß »eine Extremität, wahrscheinlich der Arm der betreffenden Seite über die Brust gelagert und durch irgend ein Moment (Tumor?) dauernd so angedrückt« war; Seitz zieht auch in Erwägung, daß »eine Geschwulst des Uterus (Myoma?)« »Druck gegen die Thoraxfläche ausgeübt« habe. Rieder beschränkte sich hingegen darauf, zugunsten der mechanischen Erklärung überhaupt auf die Einseitigkeit des Defektes und auf das in seinen Fällen I und II sowie in andern Fällen beobachtete Fehlen der Intercostalmuskeln hinzuweisen.

Nicht unerwähnt kann bleiben, daß, laut der Zusammenstellung Bings[3]), eine, gleich der im Fall Ritters vorhandenen Mißbildung des Armes der Defektseite, auf mechanische Einwirkungen zu beziehende Mißbildung der Hand, nämlich Syndactylie mit Verkümmerung von Phalangen, in nicht weniger als vierzehn Fällen neben Pectoralisdefekt gefunden wurde, wodurch in erster Linie allerdings nur für diese Defekte, in weiterer Linie aber doch auch für die einschlägigen Defekte überhaupt die Annahme einer durch äußeren Widerstand bedingten Entwicklungshemmung an Wahrscheinlichkeit und Vorstellbarkeit gewinnt.

Wir werden dabei gewiß auch der durch Ahlfeld[4]) ausgesprochenen Vermutung gedenken, »daß an der offenen Stelle einst eine Verwachsung des Amnion stattgehabt und durch Hervorzerren der entsprechenden Teile die Bildung der Rippen verhindert habe«,

[1]) Seitz, a. a. O. S. 337.

[2]) Rieder, a. a. O. S. 81.

[3]) R. Bing, Über angeborene Muskeldefekte. Virchows Archiv. Bd. 170. 1902. S. 204.

[4]) Ahlfeld, a. a. O. S. 182.

besonders aber der Annahmen, die MARCHAND in Betreff der Folgen einer in früher Zeit bestehenden abnormen Engigkeit, d. i. Bildungshemmung des Amnion vertritt.

MARCHAND nimmt an, daß unter solchen Umständen die in Bildung begriffene Extremität platt an den Rumpf angedrückt werde, und daß dieselbe abnorm klein bleibe, oder daß Finger und Zehen nicht zur Ausbildung gelangen oder vereinigt bleiben können[1]); und er zieht auch in Betracht, daß die abnorme Engigkeit des Amnion nur vorübergehend bestehen, und dann das Amnion unter stärkerer Flüssigkeitsansammlung sich vom Embryonalkörper abheben könne, während die Folgen der einmal vorhanden gewesenen Kompression weiter bestehen[2]).

Innerhalb solcher Annahmen, die bereits für verschiedene Mißbildungen von DARESTE, in neuerer Zeit von v. WINCKEL[3]) für die Agnathie besonders entwickelt wurden, indem er diese als eine amniotische Kompressionsatrophie auffaßt, werden sich die Vorstellungen halten, die wir uns von den Vorgängen bei der Entstehung der lateralen Thoraxspalte entwerfen, wobei nicht minder wie zur Erklärung andrer auf einen äußeren Widerstand zu beziehender embryonaler Wachstumshemmungen, z. B. der von BASCH[4]) untersuchten Flughautbildungen, auf jene frühen Embryonalzeiten zurückzugreifen ist, in denen die betreffende an die Rumpfplatte angedrückte Armanlage die Ausbildung des in den RATHKEschen Seitenhälften[5]), den Sternalleisten, angelegten Brustbeines zwar nicht mehr zu verhindern, wohl aber noch zu beeinträchtigen vermag.

Nach RUGES[6]) Untersuchungen über das Brustbein von 2,4 bis 3,0 cm vom Scheitel zum Steiß messenden Menschenembryonen haben

---

1) MARCHAND, Mißbildungen. EULENBURGS Real-Encyklopädie der ges. Heilkunde. 3. Aufl. XV. 1897. S. 461.

2) MARCHAND, a. a. O. S. 463.

3) F. v. WINCKEL, Ätiologische Untersuchungen über einige sehr seltene fötale Mißbildungen. Sitz.-Ber. der Gesellsch. f. Morphologie und Physiologie in München. XII. 1896. (München 1897.) S. 15ff., 26.

4) K. BASCH, Über sogenannte Flughautbildung beim Menschen. Zeitschr. für Heilkunde. XII. Bd. 1891. S. 513. Vgl. HOFFMANN, Ein Fall von angeborenem Brustmuskeldefekt mit Atrophie des Armes und Schwimmhautbildung. VIRCHOWS Arch. 1896. 146. Bd. S. 171.

5) H. RATHKE, Zur Entwicklungsgeschichte der Tiere. J. MÜLLERS Archiv. 1838. S. 363ff.

6) G. RUGE, Untersuchungen über Entwicklungsvorgänge am Brustbeine und an der Sternoclavicularverbindung des Menschen. Morpholog. Jahrbuch. VI. Bd. 1880. S. 362ff.

wir uns den »Vorgang bei der Genese des Sternums derartig zu denken, daß die medialen Teile der ersten Rippen ungleichzeitig, und zwar stets an den proximalen Rippen zuerst, sich abgliedern, darauf nach allen Richtungen hin auswachsen, um anfangs mit ihren Nachbarn nur in nähere Berührung zu treten, darauf aber gänzlich mit ihnen verschmelzend die Sternalleisten entstehen zu lassen«. Ruge fügt bei, daß man sich diesen Vorgang beim Menschen »als sehr rasch verlaufend« vorstellen müsse[1]), während die Vereinigung der Sternalleisten langsam und zwar vom proximalen zum distalen Ende erfolgt[2]).

In diese Zeit der rasch ablaufenden Vereinigung der Rippenenden zu den Sternalleisten, die bei einem etwa 3 cm langen Embryo, nach Ruge[3]), erst eine Länge von 2 mm und eine gleiche Breite wie die Rippen zeigen, haben wir also wohl die hemmende Einwirkung zu verlegen, unter welcher allem Anscheine nach nicht nur die betreffenden Rippenanlagen eine Unterbrechung erleiden, sondern mit ihnen auch die entsprechenden Muskelsprossen in ihrer Entwicklung gestört werden, und unter der auch immerhin die Ausbildung der bezüglichen Sternalleiste und damit des Sternums im ganzen eine Beeinträchtigung erfährt. — Auf diese Beeinträchtigung, die man sich vielleicht als eine Minderung des seitens der Rippenanlagen für die Sternalleiste gelieferten Bildungsmaterials denken könnte, wäre meines Erachtens die Verkürzung des Brustbeines und der buchtige Einschnitt seines Randes in dem von mir beschriebenen Präparat und wären auch die einschlägigen in andern Fällen lateraler Thoraxspalte angegebenen Veränderungen des Brustbeines (s. S. 403, 404) zurück zu beziehen.

Als Parallele für diese Vorstellung ließe sich vielleicht darauf hinweisen, daß einige der von Ruge untersuchten Embryonen eine ungleichmäßige Beteiligung der Rippen an der Bildung des Brustbeines zeigten; nach ihm scheint hierfür im besonderen der 5. Rippe große Bedeutung anheimzufallen. Er vermutet aber, daß die distalen Rippen größeren Schwankungen unterliegen, als für die proximalen wahrscheinlich ist[4]); eine Vermutung, auf deren Grund dann

---

[1]) Ruge, a. a. O. S. 381.

[2]) Wie, nach Ruge, bereits C. K. Hoffmann (Zur Morphologie des Schultergürtels und des Brustbeines bei Reptilien, Vögeln, Säugetieren und d. Menschen. Niederländ. Arch. f. Zoologie. Bd. V) dargelegt hat, der auch schon die Bildung der Sternalleisten beim Menschen durch Anschwellen und Verwachsen der Rippenenden beschrieb.

[3]) Ruge, a. a. O. S. 373.

[4]) Ruge, a. a. O. S. 381.

auch dafür eine Erklärung sich bieten würde, daß unter den hemmenden Verhältnissen, denen die Ausbildung der Rippen in den Fällen lateraler Thoraxspalte ausgesetzt ist, Verkümmerungen des Schwertfortsatzes des Brustbeines mit solcher Regelmäßigkeit zutage treten. Denn an der Bildung des Schwertfortsatzes beteiligen sich ja wahrscheinlich zwei der auf das siebente folgenden Rippenpaare[1]).

Von besonderer Bedeutung für die Annahme einer die Entwicklung örtlich und mechanisch störenden Einwirkung ist, daß von den betroffenen Gebieten der Rippenanlagen Reste erhalten blieben, welche, wie die geschilderte Knorpelplatte des beschriebenen Präparates und das vordere Endstück des 5. Rippenknorpels (s. S. 373), die Thoraxlücke nach unten vorn oder, wie die hinteren Endstücke der 2.—5. Rippe, von oben bis unten hintenzu begrenzen. Diese Reste können mit demselben Rechte, mit dem v. WINCKEL die bei seinen Agnathieuntersuchungen nachgewiesenen Reste des Unterkiefers für seine Annahme einer amniotischen Kompressionsatrophie verwertete[2]), zugunsten der analogen Auffassung der lateralen Thoraxspalte und gegen die Ansicht angeführt werden, daß die Defektbildung ein »Stehenbleiben der Entwicklung« »infolge fehlender Wachstumsenergie« bedeute[3]), oder etwa »eine Abart der (medianen) Fissura sterni« sei[4]).

Der Bestand des Thoraxdefektes und der ihn begrenzenden Reste stellt andernteils auch einen Beleg dafür dar, daß es bei dieser Entwicklungshemmung ebenso wie bei andern angebornen Defektbildungen des Menschen und der Säuger zu keiner ersatzbietenden Regeneration kommt, daß aber ein Wachstum der dem Untergang entzogenen Anlagenreste anzunehmen ist, von dem nur fraglich wäre, inwieweit es sich hierbei, im Sinne der Unterscheidungen ROUXs[5]), um einen Ansatz zu einem Vorgange der primären oder der funktionellen Regeneration handelt.

Es fehlt an Anhaltspunkten, um auf diese Frage einzugehen, nicht ganz; ich beschränke mich aber darauf, hier nur der Wachstums- und der Form- und Lageverschiedenheiten der von den vier defekten Rippen des beschriebenen Präparates ausgebildeten Reststücke zu gedenken.

Dabei ist vor allem an dieser Stelle darauf hinzuweisen, daß sich

[1]) RUGE, a. a. O. S. 388, vgl. S. 384, 387.
[2]) v. WINCKEL, a. a. O. S. 15, vgl. 27.
[3]) Wie dies z. B. von SCHLESINGER angenommen wird (a. a. O. S. 31).
[4]) Wofür sich HAECKEL (a. a. O. S. 481, 482) aussprach.
[5]) ROUX, Vorträge. 1. Heft. 1905. S. 225.

schon während der ersten Lebenszeit die dem allgemeinen Körperwachstum entsprechende Vergrößerung des Thorax und seiner Eingeweide genug Geltung verschafft, um jenen Ausgang unmöglich zu machen, den AHLFELD annimmt, der bei der Besprechung der lateralen Thoraxspalte und des dabei gegebenen Lungenbruches den Satz aufstellt: »bleiben die Kinder am Leben, so zieht sich die Lunge nach und nach zurück, die Öffnung am Thorax kann sich dann verkleinern«[1]).

Was ich von dem Falle RITTERS mitteilen konnte (s. S. 382), belegt, daß keine Verkleinerung sondern eine dem Wachstum des Thorax entsprechende Vergrößerung seiner Lücke zustande kommt, und zu demselben Schlusse nötigt uns selbstverständlich schon jeder erste Blick, den wir auf die Fälle lateraler Thoraxspalte des vorgerückteren Kindesalters und Erwachsener werfen.

Im besondern das hier beschriebene Präparat läßt das bedeutende Mißverhältnis erkennen, das zwischen dem Ausbildungsgrade der defekten Rippen und der betreffenden Thoraxhälfte im allgemeinen besteht.

Wie die auf S. 373 angegebenen Maße der Reststücke der defekten Rippen zeigen, sind namentlich die zwei mittleren in ihrer Ausbildung weit zurückgeblieben und zwar hat die geringste Länge im Vergleiche zur Norm die 4. Rippe erreicht. Diese allein endigt frei mit querabsetzendem Stumpf, während die 2. und 3. und auch die 5. Rippe spitzendigend an die ihnen benachbarten, ausgebildeten Rippen angelagert sind.

Soll man für dieses verschiedene und eigentümliche Verhalten der defekten Rippen eine Erklärung geben, so wird sich, wie ich schon andeutete (s. S. 374, 394), die Annahme der Einwirkung atrophierender Verhältnisse aufdrängen, denen ja die Rippenanlagen bei der Entstehung des Defektes ausgesetzt waren, und die ihre Wirkung wohl auch während der darauf folgenden Periode des Wachstums der defekten Rippen geltend machten. Man wird dies in besonderem Maße für das Endgebiet derjenigen Rippen annehmen dürfen, für welche bei ihrer engen angeschmiegten Lage die Annahme einer mangelhaften und örtlich ganz ausgebliebenen Entwicklung der Intercostalmuskelansätze alle Wahrscheinlichkeit hat. —

Aber auch für den Fall, als wir vorzögen, zur Erklärung dieser Befunde die Besonderheit der Wachstumsverhältnisse der defekten

---

[1]) AHLFELD, a. a. O. S. 182.

Rippen in Anspruch zu nehmen, würden wir, wie sich unschwer erkennen läßt, mit funktionellen Momenten zu rechnen haben[1]).

Wir gelangen somit bei diesen Überlegungen bereits in jenes Gebiet der uns beschäftigenden Frage, das die Umstände und die Art und Weise derjenigen Veränderungen betrifft, die am beschriebenen Präparat das Ergebnis funktionellen Wachstums darstellen.

Bei der Erörterung dieser Umstände und Entstehungsverhältnisse muß vor allem in Erwägung gezogen werden, daß die Skeletteile,

---

[1]) Als ein solches funktionelles Moment könnte ja auch in Betracht kommen, daß das Periost des vorderen Endgebietes der defekten Rippen, — auch wenn es schon nicht mehr unter dem sein Wachstum steigernden Einfluß stand, den nach Schwalbe (Über die Ernährungskanäle der Knochen und das Knochenwachstum. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. I. Bd. 1876. S. 316, 329, 330) das fortschreitende Längenwachstum endochondraler Verknöcherungsgrenzen auf das Periostwachstum ausübt — doch immerhin unter dem Einfluß aller der Fasergebilde sich befand, mittels deren die vorderen Endgebiete der defekten 2. und 3. Rippe mit der 1., das vordere Ende der defekten 5. Rippe mit der 6. Rippe verbunden waren. Nur die defekte 4. Rippe, der ein solcher Anschluß fehlt, entbehrte derartiger Einwirkungen, und es würde sich vielleicht dadurch erklären lassen, daß ihr ein so jäh quer absetzendes Endgebiet eigen ist. In diesem letzteren hätten wir das durch keine sich darüber hinaus fortsetzende periostale Knochenbildung verlängerte, also das unabgeänderte Endstück der endochondral veranlagten Rippe vor uns, bzw. das Gebiet des medialen, vorderen der beiden Kegel endochondral entstandenen Knochengewebes, in die wir uns, nach den Untersuchungen F. Steudeners über das Wachstum der Rippen (Beiträge zur Lehre von der Knochenentwicklung und dem Knochenwachstum. Abhandl. d. naturforsch. Gesellsch. zu Halle. XIII. Bd. 1875. S. 220, 221. Taf. XXI, Fig. 7, 8), auch die Anlage der defekten Rippen getrennt denken müssen, sobald einmal ihr endochondraler Verknöcherungsbezirk [zu welchem der im 2. Monat der fötalen Entwicklung, und zwar in exzentrischer Lage gegen die Wirbelsäule zu, entstandene Verkalkungskern (vgl. Kölliker, Entwicklungesch. d. Menschen und der höheren Tiere. Leipzig 1879. 2. Aufl. S. 411 und 412; bzw. Steudener, a. a. O. S. 220) die Grundlage liefert] unter dem Vorgreifen der inneren Resorption und unter der Ausbildung äußerer periostaler Knochenschichten in eine vordere und hintere endochondrale Verknöcherungslinie auseinandergewichen ist.

Fraglich bleibt, eine wie lange Bestanddauer und welche relative Leistung bezüglich des Längenwachstums der Rippen überhaupt und im besondern der defekten Rippen, im Verhältnis zur vorderen endochondralen Verknöcherungslinie, der hinteren, der Wirbelsäule zugewendeten zuzuschreiben sind.

Erst eigne, auf diese Frage abzielende Untersuchungen würden ein Urteil darüber gewinnen lassen, wann die Fähigkeit der defekten Rippen zum Längenwachstum überhaupt und zu welchem Zeitpunkt im besondern die ihrer vorderen endochondralen Verknöcherungslinie und die ihrer hinteren endochondralen Verknöcherungslinie dürften erschöpft gewesen sein.

um die es sich hier handelt, unter dem besondern Einfluß zweier Gruppen von Bewegungen stehen: der Atembewegungen und der Bewegungen der oberen Extremität.

Die letzteren wurden bereits im Verlaufe der vergleichenden Besprechung der Literaturangaben zur Erklärung der am Schlüsselbeine der Defektseite auffälligen Verdickung und stärkeren Kantenentwicklung herangezogen (s. S. 400), und sie kamen auch bereits bei der Erörterung der vom Schulterblatt dargebotenen Eigentümlichkeiten und der skoliotischen Wirbelsäulenverkrümmung in Betracht: zur Erklärung der Verkleinerung und der Stellungsänderung des Schulterblattes der Defektseite wurden der Nachweis bzw. die Annahme von Funktionsstörungen im Schulter-Armgebiet in Anspruch genommen (s. S. 398, 399, 402, Anm. 2 und S. 408, Anm. 1); für die skoliotischen Krümmungen der Wirbelsäule wurde ebenfalls schon auf den Einfluß ungleichmäßig eingreifender Muskeltätigkeit wenigstens im allgemeinen hingewiesen (s. S. 397, 398).

Es bleibt hier daher hauptsächlich nur mehr zu erörtern, wie wir uns die funktionellen Einflüsse vorzustellen hätten, die den Eigentümlichkeiten des Brustbeines des beschriebenen Präparates in Betreff seiner schraubenförmigen Drehung und seiner Verbreiterung zugrunde liegen, und wie wir uns jene zu denken hätten, welche an den dem Thoraxdefekt benachbarten Rippen und an dem Schlüsselbein die Verkürzung zur Entstehung brachten, deren Auffälligkeit bereits (s. S. 374 ff., 409) hervorgehoben wurde.

Es spricht alles dafür, daß es sich bei den für die gemeinten Brustbein- und Rippenveränderungen in Betracht kommenden funktionellen Einflüssen insbesondere um Bewegungen und Wirkungen der Brustatmung und nur in beschränktem Maße um solche der Bauch-, d. i. der Zwerchfellatmung handelt.

Als eine Veränderung, die auf die besondere Wirkung der Zwerchfellatmung bezogen werden dürfte, könnte vielleicht die muldige Eintiefung aufzufassen sein, die (s. S. 376) der untere Körperteil des Brustbeines rechterseits in der Nachbarschaft des 7. und 6. rechten Rippenknorpels zeigt. Es könnte angenommen werden, daß das Brustbein, dem ja im Bereiche der Thoraxspalte keine Stützung seitens der Rippen zuteil wird, in dieser Einsenkung der Zugwirkung der sich daselbst ansetzenden vorderen (sternalen bzw. costalen) Zwerchfellzacken nachgab.

Auch noch ein andrer Befund, den das beschriebene Präparat darbietet: die im Vergleich zur oberen Brustapertur nicht unauffällige

Weite der unteren Brustöffnung könnte wohl als der Ausdruck einer beträchtlichen Mitbeteiligung des Zwerchfelles an den Atembewegungen aufgefaßt werden. Denn es kommt ja bei der Zwerchfellatmung zugleich mit der Hebung der Rippen und des Brustbeins eine Erweiterung der unteren Brustöffnung dadurch zustande, daß die herabgedrückten Baucheingeweide dem Zwerchfell ihre feste Oberfläche als Unterstützungspunkt bieten[1])[2]).

Eine größere Anzahl besonders auffälliger Veränderungen weist aber zu ihrer Erklärung auf den als Brustatmung zu unterscheidenden Teil der Atmung hin.

Zur Kennzeichnung der Verhältnisse sei vor allem hervorgehoben, daß ja das Bestehen der Thoraxspalte und die damit gegebene Einbuße an Rippenhebern von vornherein eine Beeinträchtigung der bei der Einatmung erfolgenden Erweiterung des Brustraumes auf der Defektseite zur Folge haben mußte, und daß daher die Luftkapazität der Lunge dieser Seite gegenüber der der andern verringert war.

In Betreff der Größe der Hebungen und des Vorstoßes der Rippen mußte zwischen beiden Brusthälften zu ungunsten der Defektseite eine sehr beträchtliche Verschiedenheit bestehen, die nur eine entsprechende Ungleichmäßigkeit in der mit diesen Bewegungen gegebenen Verschiebung des Brustbeines nach vorn und bezüglich seiner dabei eintretenden Drehung zur Folge haben konnte.

Weiter konnten aber auch, bei dem Umstande, daß auf der Defektseite des beschriebenen Präparates das Brustbein ja nur unter dem direkten Einfluß der 1. Rippe und im übrigen außerdem nur noch unter dem m. m. indirekten der 6.—9. Rippe steht, die unter physiologischen Verhältnissen[3]) aus der ungleichgradigen Entfernung der verschiedenen Rippen von der Wirbelsäule zu folgernde Knickung der einzelnen Teile des Brustbeines gegeneinander und die damit

---

[1]) Vgl. R. TIGERSTEDT, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. 2. Aufl. Leipzig 1902. 1. Bd. S. 344.

[2]) Der Eindruck der Erweiterung der unteren Brustöffnung, welchen der Anblick der Figuren 1, 2 u. 3 unmittelbar erweckt, findet seine Bestätigung bei Messung der unteren vier Rippen des Präparates.

Ich verweise hinsichtlich ihrer Längenmaße auf die am Schlusse (S. 439) gegebene Zusammenstellung, hier sei nur noch bemerkt, daß gleichwie ihre Länge auch ihre Breite auffällig groß erscheint. Wie aus den Angaben der S. 374 und 379 erhellt, besteht dabei bezüglich des Verhaltens der unteren vier Rippen kein Unterschied, wenigstens kein besonders durchgreifender und auffälliger, zwischen der Defektseite und der andern Brusthälfte.

[3]) Vgl. R. TIGERSTEDT, a. a. O. S. 342.

zugleich gegebene Drehung der Rippenknorpel auf der Defektseite nur in beschränktem Maße sich geltend machen, während hingegen den entsprechenden Einwirkungen die Brustbeinhälfte und die Rippenknorpel der andern Brustseite um so intensiver ausgesetzt waren.

Es kann daher nicht überraschen, daß am Brustbein und an den Rippenknorpeln die Ungleichheit der Verhältnisse zur besonderen Ausprägung gelangte, und es wird sich auch auf Grund der erwähnten Momente von der Entstehungsart der eigentümlichen Drehung des Brustbeines und der damit zusammenhängenden Stellungsänderungen der Rippenknorpel unschwer eine Vorstellung gewinnen lassen.

Augenscheinlich haben sich weiter der Einwirkung der durch die Thoraxspalte gegebenen abnormen Verhältnisse und insbesondere der dadurch bedingten Störung der Brustatmung, bei ihrer Fortdauer während der ganzen funktionellen Wachstumsperiode, auch die für das Breitenwachstum des Brustbeines bzw. für das Längenwachstum der Rippen maßgebenden Umstände und Vorgänge innerhalb der Einflußgrenzen des Defektgebietes nicht entzogen. Mit einer Erörterung der Art dieser Einwirkungen auf die Wachstumsverhältnisse der genannten Knochen und mit einer Erwägung der Umstände, die für das Längenwachstum der Knochen im allgemeinen und für das des Schlüsselbeines im besondern in Betracht kommen, will ich mich im Schlußteil dieser Mitteilung beschäftigen, vorher aber sei nochmals der besagten Brustbein- und Rippenknorpel-Mißstaltungen gedacht.

Zur Kennzeichnung des Entstehungsmechanismus der letzteren kann ich unmittelbar an die Bemerkungen anknüpfen, zu welchen sich bereits (s. S. 378) bei der Besprechung der Brustwirbelsäule und der Verlaufsrichtung ihrer Rippen Anlaß gab.

Es wurde dort darauf hingewiesen, daß im Vergleich zu dem weiteren Bogen, welchen die mittleren Rippen der Defektseite beschreiben, die der andern Brusthälfte in einem seitlich abgeflachten Bogen nach vorn verlaufen. Daß damit bei den Bewegungen der Einatmung eine stärkere Hebung der vorderen Enden dieser Rippen gegeben war, die sich ihren Rippenknorpeln und dem damit verbundenen Brustbeingebiet mitteilte, läßt sich wohl nicht bezweifeln. Bei den an sich so geringgradigen skoliotischen Krümmungen der Brustwirbelsäule kommt zur Erklärung der besonderen einseitigen Vorwölbung der besagten Gebiete wesentlich nur die dieser Brustkorbseite eigentümliche überwiegende Beteiligung an den Atembewegungen in Betracht.

Der verschiedene Grad dieser einseitigen Vorwölbung und ihre Kombination mit jenen Krümmungen und Einsenkungen des Brustbeines, die S. 375, 376 beschrieben und in den Fig. 1 und 3 sichtbar sind, erklärt sich dabei, wie schon S. 378 erwähnt ist, aus dem Mangel an gegen das Brustbein sich anstemmenden Rippenendstücken im Bereiche der Thoraxspalte bzw. aus der Stützung, welche das Brustbein ober- und unterhalb des Defektes durch die hier erhalten gebliebenen Rippen erfährt und zwar in verschiedenem Grade erfährt.

Es wurde bereits darauf hingewiesen, wie sich im besonderen im Verhalten des Griffteiles des Brustbeines der Umstand ausspricht, daß die 1. Rippe der Defektseite trotz ihrer Verkürzung immerhin als eine ausgiebigere Stütze zur Wirkung gelangte, im Vergleiche zu den untenzu an den Defekt angrenzenden Rippen, denen ja außer ihrer Verkürzung ihre schiefe Verlaufsrichtung und die geringere widerstandbietende Art ihrer Knorpelansätze in dieser Beziehung abträglich sind.

In dem Zusammenwirken aller dieser Verhältnisse läßt sich dann sowohl für die schräge Lage und schraubenförmige Drehung des Brustbeines, als auch für die gleichfalls schon erwähnte (s. S. 375) Verschiebung seiner unteren Teile nach der Defektseite hin, gleichwie für die besprochene Vorwölbung der Rippenknorpel der gegenüberliegenden Seite eine befriedigende Erklärung gewinnen[1]. — Was nun die vom Brustbein noch weiter zu erörternde Verbreiterung seines Griff- und Körperteils anlangt, von der bereits wiederholt die Rede war (s. S. 375, 404, 407, vgl. besonders Fig. 3), so läßt sich bei näherer Überlegung für diese eigentümliche Veränderung gleichfalls eine befriedigende mechanische Erklärung finden, denn es spricht alles dafür, daß das gesteigerte Flächenwachstum, das in dieser Breitenzunahme sich ausdrückt, in einer unter den gegebenen Verhältnissen und während der Dauer der funktionellen Wachstumsperiode auf das Brustbein einwirkenden Zug- und Druckspannung begründet ist.

Man wird, trotz des völligen Mangels an Angaben eines Obduktionsbefundes über das Verhalten und über die Lage der Weichgebilde des Brustkorbes bzw. seiner Organe, vermuten dürfen, daß jene

[1] Zur besonderen Unterstützung dieser Erklärung dienen weiter auch die Ermittelungen über die Steigerung des Längenwachstums der Rippen der letzterwähnten Seite, die sich aus vergleichenden Rippenmessungen ergaben und — wie schon S. 408 erwähnt wurde — erst am Schluß, S. 439—441, ihre Darlegung finden.

fibröse Membran, die aller Wahrscheinlichkeit nach die Thoraxlücke abschloß (s. S. 393), genug an Widerstand darbot, um z. B. bei den exspiratorischen Verengerungen der Brusthöhle ein ausgebreitetes Vordringen der Brustorgane zu verhindern. Tatsächlich läßt sich ja für die Annahme des Bestandes von Lungenhernien nur jene beschränkte bogige Eintiefung anführen, die S. 374 bzw. 393 in Betracht gezogen ist. Auch läßt sich wohl überhaupt aus dem Umstande, daß trotz der so beträchtlichen Größe der Thoraxlücke dem Leben des betreffenden Individuums kein frühzeitiges Ende gesetzt war, darauf zurückschließen, daß eine Membran diese Lücke abschloß, welche beträchtlichere Störungen der Funktion der Lungen hintanhielt.

Nach alledem dürfen wir also mit dem Widerstande einer festen fibrösen Membran rechnen, die vom beschriebenen flachbuchtig eingeschnittenen und glatt zugeschärften Rande des Brustbeines (s. S. 373), dem auch eine tiefere Lage eigentümlich ist (s. S. 376), bis zu den Endgebieten der defekten Rippen, bzw. vielleicht auch zwischen sie hinein, sich erstreckte.

Wir werden annehmen dürfen, daß dieser Widerstand der Abschlußmembran für die auf der Defektseite gelegenen Brustorgane eine Raumbeengung bedeutete. In demselben Sinne einer Raumbeengung kommt für diese Seite auch ihre schon vorhin in andrer Beziehung besprochene mangelhafte Beteiligung an den inspiratorischen Erweiterungen des Thorax in Betracht.

Es liegt die Annahme nahe, daß es unter solchen Verhältnissen auch zu einer Verschiebung nachgiebiger Organe bzw. Organteile aus dem Bereiche der Defektseite nach der andern Seite hin kommen konnte, was, und zwar in besonderem Maße in dem zunächst betroffenen Gebiet, also im Bereiche des Griff- und Körperteiles des Brustbeines, eine Erhöhung der Spannung zur Folge hatte.

Insoweit nicht der Druckausgleich durch Dehnungen erreicht werden konnte, mußte nun wohl eine Vermehrung der Flächenelemente, eine Wachstumssteigerung der gespannten Teile als Wirkung zutage treten und zwar der Hauptsache nach eine Steigerung des Randwachstums, doch weist die schon hervorgehobene Dünnheit des Brustbeines (s. S. 375, 407) darauf hin, daß die innerhalb des Knochens selbst sich abspielenden Erneuerungsvorgänge, die neben Resorptionen einhergehenden Appositionen, unter demselben Einfluß standen und zugunsten einer geringeren Dicken- und stärkeren Breitenentwicklung des Brustbeines ihren Ablauf nahmen.

Eine räumliche Grenze war diesem dimensionalen Wachstum gezogen durch den Widerstand der fibrösen Abschlußmembran und deren — wie wir annehmen dürfen — geringe Befähigung zu formativer Reaktion, vor allem aber durch die beschränkte Leistungsfähigkeit der knochenbildenden Gewebe des Brustbeines, welche auch bezüglich der Zeitdauer des Randwachstums die entscheidende Grenze zog und die Ausbildung der hier besprochenen Veränderungen des Brustbeines gleichwie die der vorhin erörterten Veränderungen seiner Gestalt und Lage auf die Dauer der funktionellen Wachstumsperiode einschränkte.

Es dürfte nicht unangezeigt sein, zur Stütze der hier entwickelten Vorstellungen und Annahmen nebenbei auf jenen von mir[1]) beschriebenen asymmetrischen Schädel eines 49 Jahre alten Mannes hinzuweisen, an dem sich in ausgeprägtem Maße zeigen läßt, welche dimensionale Wachstumssteigerung durch eine erhöhte und von dem Widerstande fibröser Membranen auf bestimmte Grenzen eingeschränkte Spannung bewirkt werden kann[2]).

---

1) G. Pommer, Schädel- und Gehirnasymmetrie, verursacht durch ein Kephalhaematoma internum. Beiträge zur Anthropologie von Tirol. Festschrift z. Jubiläum d. deutsch. anthropolog. Gesellsch. Innsbruck 1894. S. 159—210. Taf. II.

2) Es sei zur Kennzeichnung dieses Falles, der trotz seiner Bedeutung für das Verständnis der Wachstumsverhältnisse des Schädels bisher unbeachtet blieb, in Kürze angeführt, daß in demselben ein einseitig (linkerseits) entstandenes Kephalhaematoma internum zu einer Beengung des Schädelraumes führte, die in ihrer Wirkung im wesentlichen durch die Befestigung und Festigkeit der Großhirnsichel und des Kleinhirnzeltes auf dieselbe Seite eingeschränkt wurde.

Als unmittelbare Folge ergab sich eine Verschiebung der betreffenden Großhirnhemisphäre, die sich in geringem Maße über die Mittellinie des Schädels hinüber fortpflanzen konnte; die dabei eingetretene Verdrängung der Grenzgebiete fand nur einen ungenügenden Ausgleich in örtlichen Eintiefungen sowie Verschiebungen der Hirnsubstanz bzw. in der Ausbildung von Erweiterungsbuchten an der Schädelbasis.

Die erhöhte Spannung aber, in welche zugleich im Basis- und Dachgebiet der betreffenden Schädelseite die Knochen und deren Interstitial- und Nahtsubstanzen versetzt wurden, hatte in ihrer Andauer während des weiteren Lebens eine — der Hauptsache nach wohl durch Steigerung des Randwachstums bedingte — sehr auffallende Vergrößerung dieser Knochen und damit eine ausgeprägte Asymmetrie des Schädels zur Folge.

Um eine Vorstellung von diesen asymmetrischen Verhältnissen zu geben, führe ich an, daß z. B. die linke mittlere Schädelgrube im Vergleiche zur rechtseitigen in sagittaler Richtung um 15 mm, in transversaler um 9 mm größer und dabei um 10 mm tiefer ist; daran ist im besondern der linke große Keilbeinflügel in der Weise beteiligt, daß er den rechtseitigen an Breite um 11 mm. an

Es bleibt nun noch die funktionelle Erklärung zu erörtern, die sich für die Verkürzung der dem Defektbezirke benachbarten Rippen und des Schlüsselbeines der Defektseite darbietet, wobei im besondern die Frage in Betracht kommt, wie wir uns die Einwirkung vorstellen sollen, die im Sinne der bereits (S. 418) ausgesprochenen Annahmen durch die Beeinträchtigung der Brustatmungsbewegungen der Defekseite auf das Längenwachstum der Rippen und indirekt auch des Schlüsselbeines, auf das Längenwachstum des letzteren aber besonders durch seine Abhängigkeit von den Bewegungen und Lageverhältnissen des Schulterblattes der Defektseite ausgeübt wurde.

Was zunächst die gemeinten Rippen (die 1., 6., 7. und 8.) der Defektseite anlangt, so haben wir mit der nahe liegenden Annahme zu rechnen, daß ihre Hebungen bzw. Senkungen durch das Fehlen der Zwischenrippenmuskulatur im Bereiche der Thoraxlücke in nicht ausgleichbarer Weise beeinträchtigt wurden, nachdem sich nur Muskel von relativ beschränktem Ansatzgebiet (die Scaleni, Levatores costarum und nur indirekt möglicherweise auch die an der 2. bis 5. Rippe sich ansetzenden Zacken des M. serratus postic. superior) für die Kompensierung des Ausfalles in Anschlag bringen lassen. Auch ist in dieser Beziehung von den Muskeln, die bei gewaltsamen Einatmungen die gewöhnlichen Muskelkräfte vom erhobenen und fixierten Arm und Schultergürtel aus zu unterstützen vermögen, unter den Verhältnissen der Thoraxspalte nicht viel zu erwarten, da ja augenscheinlich mit diesen ein Mangel der überwiegendsten Teile des großen Brust- und des großen vorderen Sägemuskels, sowie des kleinen Brustmuskels gegeben war.

Unter den vorausgesetzten Verhältnissen läßt sich daher an-

Länge um 15 mm übertrifft; weiter zeigt die linke Schläfenbeinschuppe eine Vergrößerung ihrer Höhe um 5 mm, ihrer Länge um 3 mm usw. (vgl. a. a. O. S. 169, 171, 177).

Besonders ausgeprägt ist auch die Asymmetrie des Schädeldaches; so zeigt sich das linke Scheitelbein in sagittaler Richtung um 20, in transversaler um 12 mm, das linke Stirnbein in diesen Richtungen um 10 bzw. 5 mm vergrößert (vgl. a. a. O. S. 178, 179).

Bezüglich der übrigen Befunde dieses Falles sei auf die Mitteilung selbst verwiesen. Hervorzuheben wäre hier aber noch, daß die Fissuren des linken Stirn- und Scheitelbeines, die zur Entstehung des Kephalhaematoms (während der Geburt des Individuums) geführt hatten, infolge der andauernden Dehnung zum Teil noch unverheilt waren, jedoch gleichwie das um die Blutanhäufung des Kephalhaematoms reaktiv entstandene Sackgewebe an dem gesteigerten Wachstum der betreffenden Schädelseite in bedeutendem Maße teilgenommen hatten (vgl. a. a. O. S. 191—193).

nehmen, daß die gemeinten Rippen bei ihren Bewegungen in geringerer Intensität als in der Norm mit ihren vorderen Enden bzw. ihren Rippenknorpeln an das Brustbein angestemmt wurden.

Zugunsten dieser Annahme, die sich auch zur Erklärung der Brustbeinveränderungen (s. S. 418—420) aufdrängte, ist anzuführen, daß ja die 1. Rippe schon an sich infolge der Last der oberen Extremität und wegen ihrer direkten ungelenkigen Verbindung mit dem Brustbein weniger beweglich ist[1]); ferner ist hier daran zu erinnern, daß ja, wie erörtert wurde (vgl. S. 379, 395), das Verhalten der seitlichen Anteile der rechten 6., 7. und 8. Rippe im beschriebenen Präparat direkt auf eine mangelhafte Wirksamkeit ihrer Zwischenrippenmuskeln und der betreffenden Serratuszacken hinweist.

Mit der weniger kräftigen Anstemmung der gemeinten Rippen an das Brustbein verlor dann aber das für das Längenwachstum der Knochen wichtige Moment der wechselnden Druckbelastung an Intensität und Einfluß.

In einer ähnlichen Vorstellung findet auch die Verkürzung des Schlüsselbeines der Defektseite ihre Erklärung.

Es ist ja anzunehmen, daß das Schlüsselbein bei seinen Verbindungen mit der 1. Rippe, die durch das Lig. costoclaviculare und durch den Musc. subclavius gegeben sind, im gleichen Sinne von dem Mangel besonders intensiver respiratorischer Bewegungen dieser Rippe beeinflußt wurde. Ganz besonders aber dürfte in Betracht kommen, daß es infolge seiner Verbindungen mit dem Schulterblatt an den in dieser Beziehung bestehenden abnormen Verhältnissen teilnehmen mußte.

Das rechte Schulterblatt war, so müssen wir annehmen, infolge des Mangels an Zugwirkungen in der Richtung nach vorn, die unter normalen Verhältnissen seitens der beiden Brustmuskel und des großen Sägemuskels ausgeübt werden, unter den vorherrschenden Einfluß der Rückenmuskulatur gestellt und dabei im besondern der nach rückwärts und zur Mittellinie hin gerichteten Zusammenwirkung der hinteren oberen Bündel des Cucullaris, der beiden Rhomboidei und des Schulterhebers überantwortet.

Dieser Annahme dient zum Beleg die auf den überwiegenden Einfluß der antagonistischen Rückenmuskeln zurückzuführende Annäherung des Schulterblattes an die Dornfortsätze (s. S. 377), deren

[1]) Vgl. C. E. E. Hoffmann, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. I. Bd. 1. Abt. 2. Aufl. Erlangen 1877. S. 357.

Wendung nach der andern, linken Seite hin (s. S. 377 und Fig. 2) außerdem eine besonders überwiegende Entwicklung und Wirksamkeit der an den Dornfortsätzen entspringenden Rückenmuskeln der linken Seite annehmen läßt und, zusammengehalten mit allen übrigen Verhältnissen, auch sehr wahrscheinlich macht, daß bei dem betreffenden Individuum Linkshändigkeit bestand.

An der besagten Stellungsänderung des rechten Schulterblattes mußte dann das Schlüsselbein teilnehmen, da es ja durch feste Verbindungen (durch die Verstärkungsbänder des Acromio-clavicular-Gelenkes und durch die Bandmassen der Syndesmosis coraco-clavicularis) von dem Schulterblatt abhängig gemacht ist[1]); und es ist daher anzunehmen, daß auf der Seite der Thoraxlücke das Schlüsselbein dem Brustbein im allgemeinen weniger angenähert wurde, als einem Schlüsselbein unter normalen Verhältnissen zukommt. Es war in geringerem Maße als Strebestütze der oberen Extremität in der Richtung gegen das Brustbein hin beansprucht und damit geringeren Druckwirkungen in seiner Längsrichtung ausgesetzt, so daß es in seinem Längenwachstum zurückblieb, obwohl seine sonstige Beanspruchung durch die Zugspannungen der an seiner periostalen Oberfläche sich ansetzenden Muskeln, die als kompensatorisch hypertrophiert zu denken sind (vgl. S. 399, 400), zugleich zur Steigerung seines Dickenwachstums Veranlassung gab.

Auf diese Weise läßt sich demnach das so auffällige Verhalten des Schlüsselbeines der Defektseite erklären und die Verminderung seines Wachstums in der Längsrichtung mit seinem gesteigerten Dickenwachstum in Einklang bringen.

Die meisten der Aufgaben, die ich mir mit der Beschreibung des untersuchten Präparates stellen mußte, erscheinen mit diesen Erörterungen zu Ende geführt, doch sind immerhin noch, ehe ich die Schlußfolgerungen ziehe, die sich aus dieser Untersuchung ergaben, einige Ergänzungen und zwar vor allem bezüglich der Frage angezeigt, ob die funktionellen Voraussetzungen zutreffen, die hinsichtlich des Längenwachstums im allgemeinen und im besondern zur Erklärung des verminderten Längenwachstums der der Thoraxspalte benachbarten Rippen und des Schlüsselbeines der Defektseite in Anspruch genommen wurden bzw. für die Erklärung des nebenbei an

---

[1]) Vgl. R. Fick, Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke usw. 1. Teil. Jena 1904. S. 156, 157, 161, 162.

diesen Knochen ausgeprägten Fortbestehens nicht wesentlich verminderten, ja sogar gesteigerten Dickenwachstums in Betracht kamen.

Es ist das eine Frage, die hier nicht unberücksichtigt bleiben kann, da ja sowohl unter physiologischen Verhältnissen als unter denen der Inaktivitätsatrophie der Wachstumsperiode zwischen dem Längen- und Dickenwachstum enge Beziehungen bestehen.

Es hat ja z. B. SCHWALBE[1]) in seinen Untersuchungen über das Knochenwachstum des Besonderen erörtert, wie das Dickenwachstum vom Längenwachstum beherrscht wird. — Und daß sich bei der durch Inaktivität bedingten Atrophie wachsender Knochen die Wachstumsstörung bezüglich beider zugleich geltend macht, wurde bereits von VIRCHOW[2]) in Betreff frühzeitig gelähmter Glieder erörtert und bei Gelegenheit seiner Bemerkungen gegen die Annahmen L. FICKS (über die Ursachen der Knochenformen) durch Fälle seiner eignen Beobachtung belegt[3]). Betreffs weiterer Angaben, welche beweisen, daß unter jugendlichen Verhältnissen durch Hemmung der Funktion ebensowohl das Dicken- als das Längenwachstum der Knochen beeinträchtigt wird, könnten dann auch FISCHERS Mitteilung über trophische Störungen nach Nervenverletzungen an den Extremitäten[4]) und LESSHAFTS[5]) Fälle erwähnt werden, ferner SEELIGMÜLLERS[6]) einschlägige allgemein gehaltene Bemerkung, nach welcher bei der spinalen Kinderlähmung in der Länge der gelähmten und nicht gelähmten Unterextremität ein Unterschied von 3—20 cm beobachtet wird, sowie R. VOLKMANNS[7]) Angaben über die von ihm sog. neurotische Knochenaplasie.

---

[1]) G. SCHWALBE, Über die Ernährungskanäle der Knochen und das Knochenwachstum. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. I. Bd. 1876. S. 316, 329.

[2]) VIRCHOW, Untersuchungen über die Entwicklung des Schädelgrundes. Berlin 1857. S. 110—112. Vgl. auch VIRCHOWS Zusammenstellung von Fällen neurotischer Atrophie im Handbuch der speziell. Pathologie u. Ther. Bd. I. S. 319.

[3]) VIRCHOW, Knochenwachstum und Schädelformen mit besonderer Rücksicht auf Kretinismus. Arch. f. pathol. Anatomie. 13. Bd. 1858. S. 340. Diese Fälle betrafen einen jungen Arbeiter, der infolge Lähmung der Extensoren eine Verkürzung und Verdünnung des Vorderarmes erlitt, und ein 15 Jahre altes Mädchen, dessen Unterschenkel bei Valgo-equinus-Stellung des Fußes nach Psoasabsceß verdünnt und um 2 cm verkürzt sich fand.

[4]) FISCHER, Berlin. klin. Wochenschr. 1871. Nr. 13. S. 146.

[5]) P. LESSHAFT, Über die Ursachen, welche die Form der Knochen bedingen. VIRCHOWS Archiv. 87. Bd. 1882. S. 267—269. Es handelt sich dabei um zwei Fälle von Paralysis infantilis der unteren Extremitäten und um einen Fall, in dem seit der Jugend eine Luxation des unteren Ulnaendes nach hinten bestand. Nebst bedeutender Verdünnung wurden Verkürzungen um 12,5 bzw. 6 cm (der gelähmten unteren Extremitäten) und um 7,5 cm (der betreffenden oberen Extremität) bzw. um 2 cm an der Hand im Luxationsfalle nachgewiesen.

[6]) Centralblatt f. Chirurgie. 1879. Nr. 29. S. 465.

[7]) R. VOLKMANN, Die Krankheiten der Bewegungsorgane im Handb. der allg. u. spez. Chirurgie von PITHA u. BILLROTH. II. Bd. 2. Abt. Stuttgart 1882. S. 352.

Mit diesen Erfahrungen lassen sich die Verkürzungen der gemeinten Knochen des beschriebenen Präparates, insofern an ihnen keine Verdünnung vorhanden ist, nicht in Analogie bringen.

Es müssen jene experimentellen, anatomischen und klinischen Ermittelungen herangezogen werden, in denen unter pathologischen und auch unter funktionellen Verhältnissen abgesonderte Eigentümlichkeiten des Längenwachstums der Knochen hervortreten. Im ungünstigen Sinne ist dies z. B. der Fall bei den Erfahrungen, die über Verkürzung der Knochen durch Schädigung der Verknöcherungsgrenze bzw. des Epiphysenknorpels gewonnen wurden, so von A. Bidder[1]), P. Vogt[2]), H. Helferich[3]) u. a.; im Sinne der Begünstigung: bei den unter entzündlichen oder andersartigen Reizungen des Zelllebens im Bereiche der Verknöcherungsgrenze unter gewissen Umständen eintretenden Steigerungen des Längenwachstums der Knochen.

In solcher Beziehung kann auf die Literaturanführungen bei Rokitansky[4]), R. Volkmann[5]) und auf die neueste Zusammenstellung der einschlägigen Fälle von M. B. Schmidt[6]) verwiesen werden. Auf das Längenwachstum begünstigende entzündliche oder irritative Einwirkungen können auch die bezüglichen bei experimentellen Untersuchungen über Nervendurchschneidungen eingetretenen Erfolge zurückgeführt werden, in welchen solche Einwirkungen die Folgen der Inaktivität überwogen[7]). Dabei wird der wechselnde Erfolg der Experimente

---

1) A. Bidder, Experimente über die künstliche Hemmung des Längenwachstums von Röhrenknochen durch Reizung und Zerstörung des Epiphysenknorpels. Arch. f. experim. Pathologie. Bd. I. 1873. S. 248 ff. Vgl. auch A. Bidders Mitteilung über die Hemmung des Längenwachstums der ersten Phalanx des rechten Mittelfingers infolge von chronischer Ostitis (und zwar durch Zerstörung des Epiphysenknorpels). Arch. f. klin. Chirurgie. 24. Bd. 1879. S. 379, 381.

2) P. Vogt, Die traumatische Epiphysentrennung und deren Einfluß auf das Längenwachstum der Röhrenknochen. Arch. f. klin. Chirurgie. 22. Bd. 1878. S. 348 ff.

3) H. Helferich, Zur Lehre vom Knochenwachstum. Versuche über Hemmung des Längenwachstums durch Exstirpation des Intermediärknorpels. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1877. S. 98.

4) C. Rokitansky, Lehrbuch der pathologischen Anatomie. II. Bd. 3. Aufl. Wien 1856. S. 93.

5) R. Volkmann, a. a. O. S. 350.

6) M. B. Schmidt, Ergebnisse der allg. Path. u. pathol. Anatomie von Lubarsch u. Ostertag. 5. Jhrg. Wiesbaden 1900. S. 905 ff.

7) Auf diese Art erklären sich wahrscheinlich die einschlägigen Ergebnisse der Versuche H. Nasses (Über den Einfluß der Nervendurchschneidung usw. Pflügers Arch. 23. Bd. 1880. S. 361, 374, 382 u. a.), wenn sie überhaupt nach den überprüfenden Versuchen, die Kapsammer (Arch. f. klin. Chir. 56. Bd. 1898) ihnen und denen Kassowitzs entgegenstellt, noch in Betracht kommen. Ähnlich

auf diesem Untersuchungsgebiet dazu Anlaß geben, daß wir mit PONCET den Gegensatz hervorheben, der zwischen den direkt und den indirekt die Verknöcherungsgrenze betreffenden Erkrankungen anzunehmen ist (vgl. SCHMIDT, a. a. O. S. 906).

Eine die funktionellen Einflüsse unter allen Umständen überwiegende Bedeutung für das Längenwachstum werden wir aber bei alledem den betreffenden entzündlichen oder sonstigen irritativen Einwirkungen, auf die sich diese Anführungen aus der Literatur beziehen, keineswegs zuschreiben dürfen.

Es ist mit Rücksicht auf die angeführten Erfahrungen von Interesse, daß in einem von mir beobachteten Falle, in welchem ausgedehnte chronische Entzündungszustände des Oberschenkelknochens eines Kindes zur Ausbildung einer Verlängerung dieses Knochens reichlich Gelegenheit dargeboten hätten, derselbe keine Verlängerung erfuhr, sondern sowie die ganze betreffende Extremität ausgesprochener Inaktivitätsatrophie verfiel, die zu beträchtlicher Verkürzung und Verdünnung aller ihrer Knochen, sowie auch der Beckenknochen derselben Seite und sogar zu auffälliger Atrophie der entsprechenden Gebiete des Centralnervensystems führte. — Bezüglich einiger näherer Umstände dieses Falles sei auf die Anmerkung[1]) verwiesen und zugleich auch auf die in

---

würden sich auch die so überraschenden Befunde von Elongation der Knochen an gelähmten Extremitäten, die sich SEELIGMÜLLER bei zwei Kindern mit spinaler Kinderlähmung darboten, erklären lassen. In beiden Fällen war Rachitis vorhanden (vgl. a. a. O. S. 468) und wäre also anzunehmen, daß die sonst infolge von Druckwirkungen im Bereiche der rachitischen Knorpelstörung eintretende Mißstaltung und Verkürzung der Knochen unter den Verhältnissen der Lähmung ausbleiben und daß dafür, der Knorpelwucherung entsprechend, eine Verlängerung zutage treten konnte.

Endlich wäre eine analoge Erklärung auch für die ebenfalls von SEELIGMÜLLER (a. a. O.) mitgeteilten Verlängerungen in der Kindheit luxierter Knochenenden verwendbar; sie ist der seit VOLKMANN (a. a. O. S. 350) daraufhin aufgestellten Annahme einer Wachstumssteigerung durch Wegfall physiologischer Druckwirkungen vorzuziehen.

[1]) In diesem Fall der 21 J. a. Näherin Violante Sc. konnte ich bei der am 17. III. 1890 vorgenommenen Obduktion (Nr. 2660/40) eitrige und ossifizierende Periostitis des rechten Femur und fibröse Ankylose des r. Kniegelenks nachweisen, ferner: exzentrische Atrophie des Femur und konzentrische aller übrigen Knochen der r. unteren Extremität, sowie derer der r. Beckenhälfte, Verkürzung aller dieser Knochen, Lipomatose der Muskeln, Asymmetrie des Beckens mit rechtsseitiger Erweiterung und entsprechender skoliotischer Krümmung der Wirbelsäule geringen Grades, mit der Konvexität nach links im Brustteil; außerdem Asymmetrie des Rückenmarkes (besonders im Lenden- und unteren Brustteil sehr auffällig) infolge

Figur 4 wiedergegebene photographische Vorder- und Rückansicht des betreffenden Skelets.

Hypoplasie des rechtseitigen Centralgrau und der rechtseitigen Markstränge und überdies noch relative hypoplastische Verschmälerung der oberen Teile der linken vorderen Centralwindung.

Als weitere Obduktionsbefunde sind anzuführen: parench. Nephritis, diffuse Milz-Amyloidose, Enteritis cat. atr.

Aus der Krankheitsgeschichte sei erwähnt, daß, nachdem die ersten 6 Lebensjahre in Gesundheit verlaufen waren, im Sommer 1875 infolge Quetschung des rechten Beines zwischen zwei Balken länger dauernde Bettlägerigkeit bestand. Im Herbst des folgenden Jahres sollen eitrige Fisteln am rechten Oberschenkel zur Eröffnung gelangt und eine Kontraktur des rechten Kniegelenkes entstanden sein. Nach Verheilung der Fisteln war Gehen mit Krückenhilfe möglich. Im Herbst 1888 kamen wieder mehrere Fisteln am Oberschenkel zum Aufbruch. Von da an blieb die Kranke bettlägerig; Oktober 1889 Aufnahme ins Spital. Bei Spaltung der Fisteln und deren Ausschabung fanden sich keine nekrotischen Knochen; die meisten Eröffnungen schlossen sich nach einiger Zeit. Der tödliche Ausgang trat unter zunehmender Albuminurie ein.

Die in Fig. 4. bei Vorder- und Rückansicht photographisch dargestellte untere Skelethälfte zeigt den Sägedurchschnitt des rechten Femur, an dem, nebst exzentrischer Atrophie und leichter Krümmung des unteren Epiphysengebietes nach vorn, sowie Vergrößerung des Schenkelhals-Schaftwinkels, reichliche splitterig-zackige Osteophyten entlang des ganzen Schaftes, jedoch keine Andeutungen von Sklerosierungen oder Absceßbildungen im Knochenmarkgebiet, noch Anzeichen von Nekrose nachweisbar sind. Besonders der laterale Knorren der rechten Tibia läßt, entsprechend der bestandenen fibrösen Ankylose, nebst Abdachung nach vorn zu und atrophischen Absorptionen auch einzelne höckerige Vorragungen bemerken, während der mediale wenig abgeändert erscheint.

Zur Kennzeichnung des Grades der Verkürzung und Verdünnung der Knochen der rechten unteren Extremität und der rechten Beckenhälfte seien im folgenden einige ihrer Längen- und sonstigeh Maße, unter Beifügung der entsprechenden linkseitigen Maße (die ich in Klammer nebensetze) beispielsweise angegeben und zwar in Millimetern:

Länge des rechten Femur 306 (323).
- der - Tibia 255 (282), Schaftumfang 40 (63).
- - - Fibula 249 (283), - 27 (36).
- - - Fußes 193 (211), (gemessen vom Fersenbeinhöcker bis zur Spitze der großen Zehe).

Entfernung vom Sitzknorren bis zur Mitte des horizontalen Schambeinastes, rechts: 73 (84).

Entfernung von der Spina ischiadica bis zur Mitte der Crista iliaca rechts: 130 (147).

In besonders bemerkenswerter Weise zeigen sich bei näherer Untersuchung der Knochen des Fußes jene Knochen am meisten infolge der Inaktivität verkürzt, denen wir, wie den Fußwurzelknochen unter normalen Verhältnissen, die stärkste funktionelle Beanspruchung zuschreiben müssen: Es mißt z. B. die

Länge des Sprungbeines 43 (47), bei einer transversalen Breite von 30 (35),
- - Fersenbeines 54 (63), - - - - - 36 (41),

Wir sehen an diesem Beispiel, daß durch Behinderung und Einschränkung der Funktion das Längenwachstum der Knochen auch dann eine ausschlaggebende Hemmung erfahren kann, wenn es anderseits durch Reizeinwirkungen zur Steigerung angeregt wird.

In ähnlichem Sinne sprechen auch die vielen Erfahrungen der Chirurgen über die bei chronischen Gelenkentzündungen, Caries usw. an den Unterextremitäten von Kindern infolge mangelnder Funktion sich ausbildende Störung des Längenwachstums, welche Volkmann (a. a. O. S. 351, 352) unter der Bezeichnung Inactivitätsaplasie abgehandelt hat.

Besonderer beweisender Wert für die große Bedeutung der funktionellen Beanspruchung der Knochen hinsichtlich ihres Längenwachstums kommt endlich aber den Fällen funktioneller Verlängerung zu, so den von M. B. Schmidt (a. a. O. S. 908) angeführten Fällen Zabludowskis, in denen zwei Virtuosen lediglich an den seit ihrer Jugend am meisten beanspruchten Fingern der linken Hand gegenüber denen der rechten Hand eine Verlängerung bis zu 1,5 cm darboten, an der alle Phalangen, vorwiegend aber die Endglieder beteiligt waren.

Auch Roux spricht sich in seinem Aufsatze über funktionelle Anpassung (Encyklopäd. Jahrb. Bd. IV. 1894. S. 14, bzw. Ges. Abhandl. I. Bd. S. 758) dahin aus, es unterliege die Länge der Skeletteile »einer funktionellen Anpassung, indem bei häufigerem Wechsel der Beanspruchung (z. B. bei vielem Springen) die jugendlichen Skeletteile durch Anregung des Wachstums der Epiphysenknorpel und die ihm nachfolgende Ossification länger werden«.

Auch Schwalbes Gedanke (a. a. O. S. 326): die Tatsache, daß mit dem 1. Lebensjahr des Menschen die oberen Enden der Tibia und Fibula zum Unterschiede von dem Verhalten bei Neugebornen rascher zu wachsen beginnen, »zu den beginnenden Gehbewegungen in Beziehung zu bringen«, kann hier nebenbei in Betracht kommen.

---

die sagittale Dimension des Kahnbeines 14,5 (18), bei transversaler Breite 29 (34),
- - - - Würfelbeines 30 (32,5),
die Länge des Metatarsus hallucis 48,5 (52), Umfang 34 (38),
- - der zwei Phalangen der großen Zehe zusammen 53,5 (56),
- - des Metatarsus der kleinen Zehe 62,5 (64),
- - der drei Phalangen der kleinen Zehe 37 (37).

Eine gute Bestätigung für die funktionellen Betrachtungen Gegenbaurs (Lehrbuch d. Anat. d. Menschen. Leipzig 1883. S. 284) über die Äußerungen der Reduction im Fußskelet.

Alles weist darauf hin, daß eine nähere Vorstellung vom Vorgange der funktionellen Beeinflussung des Längenwachstums der Knochen nur auf Grund der Unterscheidung zwischen andauernden und intermittierenden Druckwirkungen zu gewinnen ist, welche Unterscheidung, nicht weniger als die zwischen den Reaktionsverschiedenheiten des Knorpels und des Periosts bzw. Endosts gegen dauernde Druckwirkungen, die von Roux zur Einschränkung der Angriffe J. Wolffs gegen die sog. Drucktheorie in Anwendung gebracht wurde[1]), zum Verständnis der einschlägigen physiologischen und pathologischen Tatsachen überhaupt unentbehrlich ist. Belege hierfür bieten z. B. die Annahmen, die Roux zur Erklärung der Skoliose bzw. der Pseudarthrose in Betracht zieht[2]), und anderseits jene, die Zschokke und v. Recklinghausen zur Erklärung der Knochenarchitekturen verwendeten.

Aus v. Recklinghausens Ausführungen wäre hier besonders der Hinweis auf die den mechanischen Momenten der Bewegungen (neben den statischen der ruhenden Belastungen) zukommende Bedeutung hervorzuheben, bezüglich welcher v. Recklinghausen namentlich der »Stärke der Impulse, welche die Knochensubstanz zur Zeit ihres Wachstums, nach ihrer Streb-, Zug- und Torsionsfestigkeit beanspruchen«, Einfluß zuschreibt[3]).

Und Zschokke bereits nahm zur Vereinbarung der Tatsachen, die die Abhängigkeit der Knochenentwicklung von einem gewissen Grad von Druckspannung im Gewebe belegen, mit denjenigen, die zeigen, daß durch Druck der Knochen zur Atrophie gebracht wird, die Annahme in Anspruch, »daß anhaltender und intermittierender Druck eben sehr verschieden wirken«[4]). Zschokke geht bei dieser Annahme im besondern von der Vorstellung aus, daß ersterer die Circulation hemmt, letzterer aber diese fördert und zieht auch in Erwägung, daß es auf die Richtung des Druckes ankomme, der, wie der physiologische Belastungsdruck, die Knochen-

---

[1]) Roux, Berliner kl. Wochenschrift 1893, Nr. 21. Sonderabdruck. S. 6. (Ges. Abh. I. S. 735.)

[2]) Roux, Ges. Abh. II. S. 48, 49 in der Anmerkung zur Festrede über Entwicklungsmechanik bzw. Ges. Abh. I. S. 812 in der zusammenfassenden Übersicht über die gestaltenden Wirkungsweisen.

[3]) v. Recklinghausen, Über normale und pathologische Architekturen der Knochen. Deutsche mediz. Wochenschrift 1893. Nr. 21. Sonderabdruck S. 5.

[4]) E. Zschokke, Weitere Untersuchungen über das Verhältnis der Knochenbildung zur Statik und Mechanik des Vertebraten-Skeletes. Zürich 1892. S. 48, vgl. S. 19.

gefäße vorwaltend diagonal oder longitudinal trifft und daher im Gegensatz zu einem rechtwinklig oder seitlich auf sie einwirkenden die Circulation nicht beeinträchtigt, ja das Lumen der Gefäße eher erweitert als verengt [1]).

Auch BENEKE ist hier anzuführen, der im Anschluß an v. RECKLINGHAUSEN oft wiederholte Stoßwirkungen in bestimmten Richtungen für das wesentliche Prinzip der sog. statischen Beanspruchung und für eine Veranlassung funktioneller Hyperplasie der Knochenbälkchen hält und sich dabei im besonderen vorstellt, daß der »Wechsel der Kräfte«, wie sich die Stoßwirkung charakterisieren läßt, d. h. »also Kompression der Flüssigkeiten (Zellsaft) mit nachfolgender Wiederentlastung, die Ursache der funktionellen Zellenerregung sein möchte« [2]).

Bis zu den knochenbildenden Zellen verfolgen aber besonders ROUXS Annahmen die Entstehung der funktionellen Struktur der Knochen, indem ROUX sich vorstellt, daß die in den Druckrichtungen gelegenen Osteoblasten am stärksten von dem Reize zur Knochenbildung getroffen werden [3]), und daß auch an den nur wenig von dieser Richtung abweichenden Balken die ihnen aufliegenden Knochenbildungszellen »an den stärker gespannten, erschütterten Stellen« eine vermehrte Tätigkeit entwickeln, das Bälkchen verdicken und ihm »durch Auflagerung an den betreffenden Stellen allmählich die Richtung stärksten Drucks geben« [4]). Diesem Prinzip der Apposition an den Stellen stärkeren Druckes kommt, wie ROUX beifügt, ein größerer Anteil an der Ausbildung der funktionellen Struktur der Knochen zu, als wie jenem der Resorption an den Stellen der Entlastung, indem die Resorption des Entlasteten viel langsamer vor sich zu gehen scheint [5]).

---

1) ZSCHOKKE, a. a. O. S. 48, 49, vgl. S. 44 und 45, wo ZSCHOKKE die Wirkung der Massage zum Vergleich heranzieht und zugleich hervorhebt, daß die Gefäße im allgemeinen in der Richtung des einwirkenden Druckes verlaufen; ZSCHOKKE stellt die Wachtumssteigerung in Gebieten, »wo im Periost oder Knorpel ein periodischer Druck einwirkt«, der an aplastischen Stellen zutage tretenden Wirkung konstanten Druckes gegenüber.

2) RUDOLF BENEKE, Zur Lehre von der Spondylitis deformans. Beiträge zur wissenschaftl. Medizin, Festschrift für die 79. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte. Braunschweig 1897. S. 118.

3) ROUX, Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881. S. 186, 187 (Ges. Abh. I. S. 356).

4) ROUX, in seinem Autoreferat über 3) Biolog. Centralbl. 1881. Bd. I. S. 249 (Ges. Abh. I. S. 434).

5) ROUX, Ges. Abh. I. S. 358.

Wie hier nebenbei zu bemerken ist, hat Roux diese letztere Annahme nur für die fortdauernde Zerstörung der Knochensubstanz, also für die physiologischen Resorptionsvorgänge aufgestellt, von denen er im übrigen dabei angibt, daß die »fortwährende Zerstörung« Bahnen einschlägt, »die uns ganz atypisch zu sein scheinen«, und daß sie »sogar stark tragende, also fungierende Teile zerstört« und von den so zerfressenen Lamellensystemen »vielfach atypisch gestaltete Reste übrig läßt« [1]); für die Verhältnisse, die bei der Inaktivitätsatrophie der Erwachsenen bestehen, stellt Roux andre Annahmen auf, denen unter Hinblick auf die von mir vertretene Ostoklastentheorie eine Anmerkung [2]) gewidmet sei, während ich mich hier zur Aufgabe der vorstehenden Anführungen aus der Literatur zurückwende.

---

1) Roux, Über die Selbstregulation der Lebewesen. Archiv f. Entw.-Mech. XIII. Bd. 1902. S. 646.

2) Nach Roux (vgl. Archiv f. Entwickl.-Mech. XIII. 1902. S. 646) arbeitet »die Inaktivitätsatrophie« wenigstens beim Erwachsenen (zum Unterschiede gegenüber der »beständigen Knochenzerstörung«) »erheblich rascher und ist außerdem an den entlasteten Stellen lokalisiert«. Ohne bei einem weiteren Unterschiede, auf den dabei von Roux hingewiesen ist, mehr zu verweilen, als nötig erscheint, um auf meine einschlägigen, seinerzeit gegen die Annahme einer sog. »glatten« Resorption gerichteten Erörterungen aufmerksam zu machen (s. meine Untersuchungen über Osteomalacie und Rachitis. Leipzig 1885. I. Abschn. 1. Kapitel S. 16, 17), führe ich hier nur noch weiter an, daß Roux, a. a. O. bezüglich der Inaktivitätsatrophie (ähnlich wie früher, wo er — Zeitschrift für Biologie. XXI. Bd. 1885. S. 495, Ges. Abh. II. S. 221 — in Erwägung zog, daß, wenn Funktionsentziehung allmählich zu Inaktivitätsschwund führt, »dieser nun direkt vor sich gehen oder durch ein Sinken der Widerstandsfähigkeit des entlasteten Knochens gegen die Ostoklasten bedingt sein« könne) dahin sich ausspricht, daß hierbei »vielleicht wie sonst nach v. Kölliker und G. Pommer Knochenzellen, auch wo sie entlastetem Knochen anliegen, direkt in Ostoklasten« sich verwandeln, »während sie umgekehrt knochenbildend tätig sind, wenn sie von der tragenden Knochensubstanz aus in gewissem Maße erschüttert werden«.

Es wird sich empfehlen auch bei dieser Gelegenheit (wie in meiner Inaugurationsrede über die Bedeutung der Funktion usw. Innsbruck 1902. Anm. 44. S. 49—51) zu den einschlägigen Fragen Stellung zu nehmen.

Ich muß dabei vor allem auf meine Untersuchungen hinweisen, die sich auf Knochenatrophie im allgemeinen und auch auf einige Fälle von Inaktivitätsatrophie beziehen. Sie ließen mich zu keinem Urteil darüber gelangen, ob die Inaktivitätsatrophie durch abnorm gesteigerte Resorptionsvorgänge eingeleitet wird; Aufklärung hierüber könnten, worauf ich schon hinwies, experimentell erzeugte Inaktivitätsatrophien bieten.

Zu erwähnen sind aber hier jedenfalls wieder meine Untersuchungen senil atrophischer Knochen, durch welche ich zur Überzeugung gelangte, daß bei der Knochenatrophie »der durch die lacunäre Resorption bedingte Verlust an Knochensubstanz nur unvollständig durch Apposition wiederersetzt wird« (Untersuch. üb. Osteomalacie u. Rachitis. Leipzig 1885. I. Abschn. 1. Kap. Über d. Resorpt.- u. Apposit.-Verhältnisse in Knochen aus verschied. Altersperioden, vgl. S. 14, bzw. 15, überhaupt S. 8—16).

Zur Vermeidung von Mißdeutungen scheint es mir auch unerläßlich, daß

Es sollen durch den Hinweis auf diese Vorstellungen von den Einflüssen und Vorgängen, die für das Knochenwachstum im all-

---

ich an dieser Stelle nochmals zugunsten der von mir seinerzeit (Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1881. 83. Bd. III. Abt. S. 78ff. bzw. im besonderen S. 125—132; VIRCHOWS Arch. 1883. 92. Bd. S. 482ff.) entworfenen Abänderung der Ostoklastentheorie KÖLLIKERS eintrete. Nach KÖLLIKER regt ein Druck das Protoplasma, und zwar der Osteoblasten, zur Entfaltung seiner ostoklastischen Tätigkeit an. Nach meinen Untersuchungen werden überhaupt die der Knochensubstanz naheliegenden Zellen, und zwar im besonderen die Endothelzellen der Lymphräume und der HAVERSschen Capillaren, durch die Steigerung des Blutdruckes und durch die damit gegebene quantitative und qualitative Änderung der Gewebsflüssigkeit zu Ostoklasten (Sitzber. a. a. O. S. 90ff., 124, 130; VIRCH. Arch. a. a. O. S. 476-479 bzw. 504). (Vgl. ferner bezüglich der einschlägigen auf die Abstammung der Ostoklasten von Gefäßzellen sich beziehenden Angaben SCHWALBES, v. MANDACHS und WEGNERS: VIRCH. Arch. a. a. O. S. 475, 476 und betreffs der späteren SCHAFFERS: Arch. f. mikr. Anat. XXXII. S. 329ff.)

In demselben Sinne, wie diese Tatsachen der lacunären Resorption, sprechen auch die der vasculären Resorption. Diese besteht in der Ausbildung durchbohrender Gefäßsprossen und daraus entstehender durchbohrender Gefäße, d. i. in der durch VOLKMANN und v. EBNER zuerst festgestellten Vascularisation ursprünglich gefäßloser Knochenteile. Ich verweise auf meine ausführlichen Mitteilungen hierüber (Untersuch. üb. Osteomalacie u. Rachitis. I. Abt. 3. Kap. S. 44—76) bzw. auf v. EBNERS Darlegungen (Sitzber. d. k. Akad. 72. Bd. 1875. S. 61, 65). Beide Formen der Resorption, die lacunäre wie die vasculäre, legen uns direkt die Beachtung der Gefäß- und Blutdruckverhältnisse nahe.

Meines Erachtens ließen sich die von mir vertretenen Anschauungen über die Bedingungen und Vorgänge der Knochenresorption unschwer mit jenen vereinbaren, die von ROUX u. a. in Betreff der Appositionsvorgänge und deren Abhängigkeit von den erörterten funktionellen Beanspruchungen der Knochen entworfen wurden.

Man könnte sich ja in Anknüpfung an letztere vorstellen, daß mit der Apposition neuer Knochenlagen unmittelbar räumliche Veränderungen gegeben sind, die sowohl an den subperiostalen Flächen als in den Binnenräumen der Knochen und der Verknöcherungsgrenzen Verschiebungen der Weichgebilde und damit örtliche Beengungen oder Zerrungen der Blutcapillaren bzw. der Lymphbahnen herbeiführen. Und sofern damit nicht von vornherein Blutdruckänderungen gegeben wären, würde es dabei zu Einwirkungen auf die Wandzellen der Blutcapillaren kommen, auf welche diese mit gesteigerten Lebensvorgängen, mit gesteigerter Assimilation, mit Vergrößerung und Kernvermehrung reagieren, und womit dann Änderungen ihrer Durchlässigkeit, Herabsetzung der Widerstände und, zugleich mit Blut- und Gewebsdrucksteigerung, auch Steigerungen des Zelllebens in der Umgebung der betreffenden Gefäßgebiete bzw. in der Capillarwand selbst unter Bildung von Ostoklasten oder auch von durchbohrenden Capillarsprossen herbeigeführt würden.

Durch solche oder ähnliche Annahmen (vielleicht auch unter Einbeziehung der Annahme von direkten Beeinflussungen der Blutgefäßchen seitens der sie

gemeinen von Bedeutung sind, die Annahmen gestützt werden, die ich vorhin zur Erklärung des verminderten Längenwachstums der gemeinten Rippen und des Schlüsselbeines der Defektseite aufstellte. Dieser Aufgabe dürften sie auch wirklich Genüge leisten, da wir wohl berechtigt sind, Vorstellungen, die sich m. m. besonders auf das statische Moment der Schwere beziehen, auch in Anwendung zu bringen, wenn es sich um Muskelwirkungen, wie im gegebenen Falle um die

---

in gewisser Richtung oder Stärke treffenden Erschütterungen) ließe sich sowohl für die anscheinend atypischen als für die unter den physiologischen Wachstumsverhältnissen in typischer Anordnung vorkommenden Resorptionsflächen eine *Erklärung* gewinnen, im besonderen auch eine Vorstellung davon, *warum sich so häufig nachbarlich* bzw. *gegenüber von Appositionsstellen Resorptionsvorgänge* abspielen und *warum* in so typischer Weise *Resorption* auch oft *zeitlich knapp auf Apposition* zu folgen pflegt, wobei sich ja geradezu Osteoblasten in Ostoklasten verwandeln; ebenso können anderseits mit der Ausgleichung der betreffenden örtlichen Blutdrucksteigerungen Ostoklasten in Zellen zerfallen, die unter der Einwirkung funktioneller Reizungen wieder osteoblastische Eigenschaften entfalten, bzw. es können aber auch unter solchen Verhältnissen durchbohrende Kanäle wieder obliterieren.

Bei den nachbarlichen und zeitlichen Beziehungen, in denen die Appositionsflächen zu den Resorptionsflächen zu stehen pflegen, bietet sich besonders unter osteomalacischen und rachitischen Verhältnissen leicht und oft (vgl. Unters. üb. Osteomalacie u. Rachitis. S. 119—124, 266, 267, 489, 491, 492, 499) Gelegenheit zu beobachten, daß der Resorptionsvorgang von der Beschaffenheit der angrenzenden Knochensubstanz bestimmt werden kann, insofern sie *kalklos* ist, unter welchen Umständen sie *von der Resorption verschont* bleiben *oder nur oberflächlich angegriffen* sich finden kann.

Analogien hierfür bieten die makroskopischen Befunde bei usurierenden Einwirkungen verschiedener Art, denen gegenüber dehnbare und komprimierbare Gebilde mehr Dauerhaftigkeit zeigen, als harter, verkalkter Knochen. Bei alledem fragt es sich aber, wofür ich mich schon a. a. O. ausgesprochen habe, ob zur Erklärung solcher Bilder außer dem geringeren *mechanischen Widerstand* der kalklosen Knochensubstanz auch ihre *chemische Verschiedenheit* heranzuziehen ist.

Derartige örtliche Momente, die für den Ablauf der Resorptionsvorgänge von Belang sein können, ändern nichts daran, daß als *Hauptmoment* der *örtlich gesteigerte Blutdruck*, seine Vorbedingungen, Begleit- und Folgezustände mit inbegriffen, zur Erklärung in Anspruch zu nehmen ist.

Ohne die *Annahme örtlich gesteigerten Blutdruckes* ist die bei Druckexperimenten sowie bei Druckatrophie sich einstellende Knochenresorption von vornherein nicht erklärlich, und ebenso ist diese Annahme, bezüglich deren näherer Ausführung ich auf den *VIII. Abschnitt meiner Arbeit über die Ostoklastentheorie* (Virchows Arch. 1883. 92. Bd. S. 482—516, im besonderen S. 495—504) verweise, auch *zur Erklärung der physiologisch* im wachsenden und ausgewachsenen Knochen und bei den verschiedensten pathologischen Knochenzuständen sich abspielenden Vorgänge der *lacunären sowie der vasculären Resorption unentbehrlich.*

intermittierende Aneinanderstemmung von Knochen bei Bewegungen und durch den Muskelzug handelt (vgl. ROUXS Erörterungen über die funktionelle Struktur der Knochen, die belegt, daß man alle Arten von Druck bzw. Zug als gleichwertig annehmen kann, im besonderen Schwerkraft und Muskelwirkung. Ges. Abh. I. S. 761 bzw. 720, 736). Und selbstverständlich läßt sich wohl auch nicht bestreiten, daß wir Vorstellungen, die für funktionelle Steigerungen des Wachstums eine Erklärung bieten, auch im Gegenfalle der Wachstumsminderung im entsprechenden Sinne zur Erklärung heranziehen können, was mit der Annahme geschah, daß die gemeinten Rippen und das Schlüsselbein der Defektseite bei den Atmungsbewegungen bzw. bei den Bewegungen und Lageänderungen des Schultergürtels in ihrer Längsrichtung Druckschwankungen von, gegenüber der Norm, geringerer Intensität ausgesetzt waren.

Anführen ließe sich hier übrigens auch noch die Äußerung HENKES, daß, gleichwie die langen Röhrenknochen gegen den von den Gelenken her auf sie wirkenden Druck, so die Rippen gegen den wachsen müssen, der mit ihrer Anstemmung gegen den Rand des Brustbeines gegeben ist (HENKE, Anatomie des Kindesalters, GERHARDTS Handbuch der Kinderkrankh. I. Bd. 1. Abt. Tübingen 1881. S. 101).

Endlich ist aber zur Unterstützung der vertretenen Anschauungen auch auf die von G. JÄGER im LAMARCKschen Geiste ausgesprochenen Sätze über das Längenwachstum der Knochen hinzuweisen, die besagen, daß dasselbe unter sonst gleichen Umständen im geraden Verhältnis zu ihren mechanischen Leistungen sowie zur Höhe ihrer Belastung durch das Körpergewicht und zur Stärke und Häufigkeit des in ihrer Längenachse geübten Muskeldruckes stehe.

Rücksichtlich des Knochenwachstums des Menschen sah sich zu diesen Anschauungen G. JÄGER durch Vergleichung der Maße gewisser Extremitätenknochen und vor allem durch die Tatsache veranlaßt, daß zwischen der Höhe der Wirbelkörper des Neugeborenen viel geringere Maßunterschiede bestehen. als in dieser Beziehung die Wirbelkörper des Erwachsenen darbieten, bei dem vom 3. Halswirbel herab zum 5. Lendenwirbel die Höhe der einzelnen Wirbelkörper von $4^1/_2$ mm bis zu 20 mm anwächst, während beim Neugeborenen der betreffende Unterschied sich zwischen 6 mm und 10 mm hält.

Auf Grund solcher Tatsachen stellte schon G. JÄGER der Förderung des Dickenwachstums durch Zerrung der Beinhaut seitens der an sie sich heftenden Muskel und Gelenkbänder die Förderung des Längenwachstums durch Druck auf die Endknorpel und Zwischenknorpelscheiben gegenüber, indem er in

beiden Verhältnissen einen Beweis dafür erblickte, daß *erhöhter Gebrauch ein stärkeres Wachstum* bedinge[1]).

An diesem Punkt der Erwägungen angelangt, in denen sich eine Vorstellung von dem Entstehungsmechanismus derjenigen Veränderungen darbietet, welche im betreffenden Falle auf die Zeit der funktionellen Wachstumsperiode zu beziehen sind, könnten wir unsre Aufgabe für beendet erachten, wenn sich nicht noch eine Frage aufdrängen würde, die sich ohne Erschwerung der Darlegungen bisher (vgl. hierüber S. 408) nicht gut hat erörtern lassen, obzwar sie von vornherein nahe liegt.

Ich meine die Frage, ob den Unterschieden, die zwischen den Längenmaßen der Rippen und des Schlüsselbeines der Defektseite im Vergleiche zu denen der andern Brusthälfte bestehen und bei der Beschreibung des Präparates (S. 374—377) ziffermäßig angegeben wurden, wirklich, entsprechend dem augenfälligen Eindrucke, nur eine Verminderung des Längenwachstums der erstgemeinten Knochen zugrunde liegt, oder ob sich in diesen Unterschieden nicht doch auch oder vielleicht sogar in überwiegendem Maße eine relativ gesteigerte Längenentwicklung der betreffenden Knochen der gegenüberliegenden Brustseite ausdrückt. *Also die Frage*, anders gesagt, *ob und inwieweit der Eindruck der Verkürzung der der Thoraxspalte benachbarten Rippen und des Schlüsselbeines der Defektseite dadurch erhöht oder etwa gar bedingt wird, daß die betreffenden Knochen der andern Seite unter dem Einflusse erhöhter funktioneller Beanspruchungen eine entsprechende Verlängerung erfuhren.*

Für die Verfolgung dieser Frage, die sich nicht auf die genannten Rippen beschränkt, sondern auch die übrigen, der Thoraxspalte gegenüberliegenden, also *alle* acht oberen Rippen und überhaupt das *ganze Asymmetriegebiet* des Präparates betrifft, bildet die Vorbedingung, ob man bei Vergleichungen mit den Maßen der in Betracht kommenden Knochen normaler Skelete zu einer Erkenntnis der Grenzwerte gelangt, bis zu denen die Längenausdehnung der bezüglichen Knochen in der Norm ansteigen kann, wobei natürlich nur Skelete von Individuen des entsprechenden Alters und Geschlechtes und der entsprechenden Körperlänge miteinander verglichen werden dürfen.

---

1) Gustav Jäger, Über das Längenwachstum der Knochen. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturwissensch. V. Bd. 1870. S. 3—7, 9, 10, 38.

Dieser Vorbedingung stellt sich vor allem das Hindernis entgegen, daß ja weder über die Körperlänge noch über das Alter des Individuums etwas bekannt ist, von dem das beschriebene Präparat herstammt; nur vermuten läßt sich nach der Stärke der Knochen desselben, daß es sich hierbei um einen Mann gehandelt haben dürfte.

Es kommt unter solchen Verhältnissen allen vergleichenden Messungen, die behufs Beantwortung der besagten Frage vorgenommen würden, nur eine sehr eingeschränkte Geltung und Bedeutung zu. Es zeigten sich aber auch, ganz abgesehen von diesen Rücksichten, als ich das Museum des anatom. Institutes und auch die durch Prof. C. Ipsen geschaffene Skeletsammlung des hiesigen gerichtlich-medizinischen Instituts daraufhin durchsah, überhaupt nur zwei Skelete des anatomischen Museums, für deren gütige Überlassung zu diesem Zwecke ich Herrn Kollegen Professor F. Hochstetter hier besten Dank sage, einigermaßen zu vergleichenden Messungen geeignet.

Nach dieser Vorbemerkung sei nun im folgenden eine Zusammenstellung derjenigen Maße dieser zwei Skelete[1]) gegeben, die für das Asymmetriegebiet des beschriebenen Präparates vergleichsweise in Betracht kommen, zugleich aber auch, mit Rücksicht auf die früher (S. 418) besprochene Erweiterung der unteren Brustöffnung an dem Präparat, eine vergleichende Zusammenstellung der Längenmaße der vier unteren Rippenpaare angeknüpft.

Durchgehends sind, wie ich nochmals bemerke, die Maße der Rippen von ihrer inneren Konkavität mit knapp angelegten Maßbande abgenommen, die andern Knochen aber mit dem Zirkel gemessen, und es sind in der nebenstehenden Tabelle alle Maßzahlen in Millimetern angegeben[2]).

[1]) Das eine derselben, hier mit I bezeichnet, stammt von einem 35 Jahre alten deutschen Kärntner, das andre (II) von einem 26 Jahre alten tschechischen Mährer. Das letztere Skelet ist durch den Bestand einer Lücke im unteren Teile des Körpers des Brustbeines auffällig. Die Länge des Skeletes I beträgt 178 cm, die des Skeletes II 170 cm, der Brustumfang des ersteren, in der Höhe des 6. Rippenpaares gemessen, 78 cm, der des Skeletes II 76 cm. Das Brustbein I mißt 21,5 cm, das des Skeletes II 22 cm der Länge nach; dabei schwanken bei diesen Brustbeinen die Breitenmaße zwischen 7,0 und 4,0 bzw. 7,4 und 4,3 cm. Vom II. Skelet ist noch erwähnenswert der Bestand schlitzförmiger Fenster in den durch Vereinigung des 7. und 8. Rippenknorpels jederseits gebildeten breiten Knorpelspangen, die überdies auch durch ihre ungleiche Länge auffallen, indem die rechtseitige 13, die linkseitige 12 cm mißt.

[2]) Den mit dem Zirkel genommenen Maßen kommt naturgemäß viel mehr

	Maße der linken Brustseite			Unterschied zwischen den Maßen des Präparates und denen des		Maße der rechten Brustseite			Unterschied zwischen den Maßen des Präparates und denen des	
	des Skeletes I	des Skeletes II	des beschriebenen Präparates	Skeletes I	Skeletes II	des Skeletes I	des Skeletes II	des beschriebenen Präparates	Skeletes I	Skeletes II
und zwar der:										
1. Rippe[1] . .	132	113	130	— 2	+ 17	130	113	115	— 15	+ 2
2. - . . .	203	198	220	+ 17	+ 22	200	195	125	— 75	— 70
3. - . . .	260	263	275	+ 15	+ 12	255	263	90	— 165	— 173
4. - . . .	294	290	320	+ 26	+ 30	297	293	90	— 207	— 203
5. - . . .	314	303	340	+ 26	+ 37	315	308	130	— 185	— 178
6. - . . .	325	312	345	+ 20	+ 33	328	318	300	— 28	— 18
7. - . . .	320	305	345	+ 25	+ 40	322	313	325	+ 3	+ 12
8. - . . .	322	300	335	+ 13	+ 35	320	304	320	0	+ 16
9. - . . .	290	290	300	+ 10	+ 10	290	295	300	+ 10	+ 5
10. - . . .	255	253	280	+ 25	+ 27	255	255	283	+ 28	+ 28
11. - . . .	210	198	243	+ 33	+ 45	210	197	240	+ 30	+ 43
12. - . . .	138	123	183	+ 45	+ 60	140	120	170	+ 30	+ 50
der Länge des Schlüsselbeines	165	153	175	+ 10	+ 22	165	153	160	— 5	+ 7
der Länge des Schulterblattes	195	158	172	— 23	+ 14	195	158	160	— 35	+ 2
der Breite des Schulterblattes	172	106	123	— 49	+ 17	172	106	114	— 58	+ 8

Wenn man diese Zusammenstellung zur Ableitung von Folgerungen verwenden will, so muß man sich selbstverständlich, unter Rücksichtnahme auf die schon erwähnten hinderlichen Umstände und auf die in den Maßen der Skelete I und II an sich gegebenen individuellen Eigentümlichkeiten darauf beschränken, nur durchgreifende

Genauigkeit zu als den mittels des Maßbandes erhaltenen. Da sich aber die dabei bezüglich der Rippen der Skelete I und II gefundenen Unterschiede zwischen links und rechts bei wiederholten Messungen zeigten, so glaubte ich sie nicht durch künstliche Abrundung der Zahlen verwischen zu dürfen, wenn ich mir auch nicht verhehle, daß sie bei der geringen Zahl von Millimetern, um welche es sich handelt, immerhin aus der Fehlerquelle erklärt werden können, die solchen Messungen mittels des Maßbandes um so mehr anhaften muß, wenn die innere, konkave Rippenbegrenzung gemessen wird. Eine Messung der äußeren konvexen Rippenflächen war aber von vornherein dadurch ausgeschlossen, daß dem Brustkorb der betreffenden Skelete ebenso wie dem des beschriebenen Präparates die Schulterblätter angeheftet sind.

[1]) Um die Vergleichung der ersten Rippen der Skelete I und II mit denen des Präparates durchführen zu können, wurden auch sie samt ihren Knorpeln gemessen. Bei allen andern Rippen beziehen sich die Maße auf den Rippenkörper ohne Knorpel.

bzw. stark verbreitete und ausgeprägte Maßverschiedenheiten zu verwerten.

Nachstehende Sätze dürften sich als solche Folgerungen und überhaupt als Ergebnisse der mitgeteilten Untersuchungen hervorheben lassen:

1) Die zwischen der rechten und linken Brustseite des beschriebenen Präparates bestehende Asymmetrie beschränkt sich nicht auf das Gebiet der defekten vier Rippen der rechten Seite.

2) Es sind in die Asymmetrie miteinbezogen das 1., 6., 7. und 8. Rippenpaar, die Schlüsselbeine und Schulterblätter sowie das Brustbein.

3) An allen acht oberen Rippen der linken Brusthälfte ist, aber in ungleichem Grade, eine die rechtseitigen Rippen übertreffende Längenentwicklung ausgesprochen, die geringer an den obersten drei, stärker an der 4.—8. Rippe hervortritt und sich aus den überwiegenden Leistungen dieser Brustseite für die costale Atmung erklärt.

4) Was die Frage anlangt, ob das Überwiegen der Längenmaße der linkseitigen Rippen über die der rechtseitigen auf ein gesteigertes Längenwachstum der ersteren oder auf ein vermindertes der letzteren zu beziehen ist, so zeigen die ausgeführten Vergleichungen mit normalen Skeleten, daß die 6. linke Rippe beiläufig in demselben Maße über das normale Wachstum hinaus verlängert ist, als die rechtseitige 6. Rippe dahinter zurückbleibt und demnach verkürzt ist.

5) Eine weit über diese Verhältnisse hinausgehende Längenzunahme zeigen die den defekten vier Rippen der rechten Thoraxhälfte linkerseits gegenüberliegenden (die 2.—5. linke Rippe).

6) Was das 7. und 8. Rippenpaar anlangt, so scheint der zwischen den rechten und linken Rippen dieser Paare bestehende Unterschied hauptsächlich durch das abnorm gesteigerte Längenwachstum der linkseitigen 7. und 8. Rippe bedingt zu sein, hinter dem die auch der rechten 7. und 8. Rippe zuzuschreibende Wachstumssteigerung relativ zurückblieb; denn, wie nach den angestellten Vergleichungen zu schließen ist, erlangten auch die rechte 7. und 8. Rippe, absolut genommen, ein gesteigertes Längenwachstum, das aber auf Grund der S. 423, 424 auseinandergesetzten Verhältnisse geringgradiger war, wie das der gegenüberliegenden 7. und 8. Rippe der linken Brustseite.

7) Im Bereich des 9. Rippenpaares zeigt sich im Vergleich zur Norm beiderseits eine Längenzunahme von mäßiger Stärke. Dieselbe bleibt relativ hinter der Wachstumssteigerung der linkseitigen oberen Rippen, und zwar auch der am wenigsten verlängerten, zurück. Daß hier bereits die Bauchatmung einsetzt, aber mit einem erst geringeren Teile ihrer (S. 417, 418 erörterten) Wirksamkeit, dürfte hierfür eine Erklärung bieten.

8) An dem 10., 11. und 12. Rippenpaare ist, entsprechend der auffälligen Weite dieses Brustgebietes (vgl. S. 418), durch die Vergleichung der normalen Skelete eine bedeutende und zwar in ziemlich gleichem Maße einheitlich ausgebildete Steigerung des Längenwachstums dargetan und damit die überwiegende Beanspruchung und Wirksamkeit der Bauchatmung zum Ausgleiche der Beeinträchtigung bekundet, die die Brustatmung infolge des Bestandes der lateralen Thoraxspalte erfahren mußte.

9) Zwiespältig erscheint das Ergebnis der Vergleichungen in Betreff der 1. Rippen und der Schlüsselbein- und Schulterblattbefunde, da die bezüglich dieser Knochen ermittelten Maße, bis auf die besondere Länge des linken Schlüsselbeines (und bis auf die nochmals zu erwähnende Dickenentwicklung des rechten Schlüsselbeines), innerhalb der Grenzwerte liegen, die (wie die Maße der Skelete I und II beweisen) unter physiologischen Verhältnissen den individuellen Verschiedenheiten gegeben sind.

Es dürfte sich daher, was die einschlägigen Darlegungen (S. 375, 376, bzw. 409, 410, 423, 424) anlangt, nur insofern ein Zusatz empfehlen, als wir auf Grund der Vergleichungen wohl annehmen müssen, daß in dem Längenunterschied, der am beschriebenen Präparat bezüglich der 1. Rippen und der beiden Schlüsselbeine besteht, nicht nur das verminderte Längenwachstum der rechtseitigen, sondern auch eine und zwar beträchtliche Längenzunahme der linkseitigen Knochen zum Ausdruck gelangt. Für die Erklärung letzterer wären ebenso wie für jenes die mechanischen Leistungen dieser Knochen, die Beziehungen des Schlüsselbeines zur 1. Rippe, im besonderen aber seine Bedeutung als Strebestütze der oberen Extremität in dem bereits S. 424, 425 erörterten Sinne in Betracht zu ziehen.

10) Mit den neugewonnenen Annahmen einer Steigerung des Längenwachstums der linkseitigen Rippen im Asymmetriegebiet des Brustkorbes und der Längenzunahme des linken Schlüsselbeines ist keine Änderung der Vorstellungen gegeben, die von dem Ent-

stehungsmechanismus der Gestalt- und Lageveränderungen und der Verbreiterung des Brustbeines entwickelt wurden und bezüglich deren hier nur auf S. 419—421 und auf die einschlägigen Erörterungen über Längenwachstum und über funktionelles dimensionales Wachstum (S. 431—436 bzw. S. 422 und Anmerkung hierzu) zu verweisen ist.

11) Unter der Herrschaft örtlicher funktioneller Einflüsse kam es, außer zu den besprochenen Verlängerungen und Verkürzungen (Aktivitätshyperplasien und Inaktivitätshypoplasien endochondraler Verknöcherungsgebiete der Rippen, Schlüsselbeine und Schulterblätter auch zu den an einzelnen Rippen örtlich auffallenden Verdünnungen (konzentrischen Atrophien, s. S. 373, 415) und anderseits auch zu der periostalen hyperplastischen Entwicklung des rechten Schlüsselbeines und zu der damit in Parallele zu bringenden relativ auffälligen Breite der hinteren Rippengebiete und zwar besonders der mittleren und unteren Rippenpaare (vgl. S. 374, 378, 379).

12) Gegenüber dieser Summe von Befunden, die als Ergebnisse des funktionellen Wachstums sich erweisen, ist nur eine geringere Anzahl von Veränderungen auf die Periode der embryonalen, selbständigen Entwicklung zu beziehen: die Defekte an der rechten 2., 3., 4. und 5. Rippe, die Verkürzung und Randeinbuchtung des Brustbeines im Defektbereich und die vorauszusetzenden Defekte der rechten Brustmuskulatur, welche angeborenen Anomalien bezüglich ihrer Entstehungszeit auf das der Vereinigung der Rippenenden zu den Sternalleisten folgende Stadium (also auf das eines noch nicht 2 Monate alten, beiläufig 2 oder $2^1/_2$ cm langen Embryo), und bezüglich der Entstehungsart auf die zeitweilige Einwirkung eines äußeren Widerstandes hinweisen, wie solcher auch für andre Entwicklungshemmungen in der Engigkeit eines hypoplastischen Amnion und wohl, für Fälle von lateraler Thoraxspalte im besonderen, in dem dadurch bedingten Angedrücktsein einer in Bildung begriffenen oberen Extremität gegeben sein kann.

13) Die Gesamtheit der auf die funktionelle Wachstumsperiode bezogenen Befunde, die das beschriebene Präparat lateraler Thoraxspalte darbietet, stellt sich betreffs ihres Zusammenwirkens gegenüber dem angebornen Defekt mit jenen Veränderungen in Parallele, welche bei Bestehen primärer Regenerationsfähigkeit die in der Nähe eines Defektes liegenden Teile zeigen können.

Als Schlußerfolg aller der vorgefundenen Verkürzungen und Verlängerungen, Lageveränderungen und Verkrümmungen, der örtlich bemerkbaren Verbreiterung nicht zu vergessen, wird das bei der mangelhaften Regenerationsfähigkeit höherer Organismen überhaupt erwirkbare Maß von Minderung der ungünstigen Folgen des Defektes erreicht. Ein einheitliches Zusammenwirken der Funktionen im Sinne der Erhaltung der Dauerfähigkeit, um mit Roux[1]) zu sprechen, ermöglichte diesen Erfolg.

Auch hier sehen wir also, wie bei der Ausgleichung von Defekten durch Regeneration, eine Anpassung an neue Verhältnisse, nur daß hier die regulatorischen Vorgänge nicht wie bei der primären oder funktionellen Regeneration mit einer Zurückführung zum Typus (Roux)[2]) zu enden vermögen.

Durch den erbrachten Nachweis nebeneinander bestehender Verhältnisse gesteigerten und verminderten Wachstums erscheint hier die Analogie mit den ausgeprägtesten Beispielen funktioneller Anpassung gegeben.

Das beschriebene Präparat lateraler Thoraxspalte ist ein beachtenswertes Belegstück für die grundlegenden Gedanken und Ermittelungen, die wir Roux in Betreff der funktionellen Anpassung und überhaupt hinsichtlich der Selbstregulation verdanken, die ja durch ihn als eine Grundeigenschaft der Organismen erkannt und dem Verständnis näher gebracht wurde[3]).

Innsbruck, 24. Juni 1906.

---

[1]) Roux, Vorträge. 1. Heft. Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Leipzig 1905. S. 254, 255; vgl. Der Kampf der Theile im Organismus. Leipzig 1881. S. 214, 215; Ges. Abh. I. S. 393.

[2]) Vgl. Roux, Vorträge a. a. O. S. 196, 226, 242.

[3]) Siehe Roux's Kampf der Teile. S. 6, 16, 27 ff. bzw. 226—229; Ges. Abh. I. S. 157 Anmerkung u. a. bzw. S. 405 ff.; ferner: Über die Selbstregulation der Lebewesen. Archiv f. Entw.-Mech. 13. Bd. 1902. S. 610 ff.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIII.

Fig. 1. Vorderansicht des Rumpfskeletes mit lateraler Thoraxspalte in ziemlich streng sagittaler Richtung aufgenommen. Bezüglich der weiteren Besprechung vgl. S. 373—376 (unter Berücksichtigung der Anmerkung 1 zu S. 373).

Fig. 2. Rückenansicht davon. Bezüglich ihrer Einzelheiten s. S. 374, 376—377.

Fig. 3. Eine Vorderansicht, die behufs besserer Verdeutlichung der schraubenförmigen Drehung des Brustbeines von dem horizontal liegenden und dabei etwas nach links gewendeten Präparat aufgenommen wurde. Vgl. S. 375, 376 (bzw. Anmerkung 1 zu S. 373).

Fig. 4 stellt das in Anmerkung 1 zu S. 428 besprochene Präparat von Inaktivitätsatrophie in Vorder- und Rückenansicht dar, bezüglich dessen Beschreibung auf S. 428—430 verwiesen sei.

Die photographischen Aufnahmen dieser Tafel, welche vom Präparator des pathologisch-anatomischen Instituts Nicolaus Bock hergestellt wurden, zeigen in den Fig. 1, 2 und 3 das Präparat der lateralen Thoraxspalte (Nr. M 59 des Museums) verkleinert im Verhältnis von 1 : 5,5 zur natürlichen Größe; die Bilder der Fig. 4 sind von dem Museumpräparat Nr. Km 31 bei einer Verkleinerung von 1 : 10 aufgenommen.

Über die Wirkung der Temperatur auf die Furchung bei Seeigeleiern.

Von

Dr. **Harry Marcus.**

Aus dem zoologischen Institut in München.

Mit 5 Figuren im Text.

Eingegangen am 13. Juli 1906.

Die folgenden Experimente sind auf Anregung von Prof. R. Hertwig gemacht worden und bilden einen Beitrag zu seiner Lehre von der Kernplasmarelation. Es waren schon früher Entwicklungshemmungen in der Kälte bei der Furchung beobachtet worden. Es galt nun zu untersuchen, ob ebenso wie bei Protozoen in der Kälte der Kern im Verhältnis zum Plasma so wüchse, daß die Zelle früher ihre Teilfähigkeit verliert oder eine Einschränkung derselben erfährt als in Wärme oder bei normalen Temperaturen. Analoge Zustände kennt man bei Protozoen und bezeichnet sie als »Depression«. Die Protozoen in Depression haben einen ungewöhnlich großen Kern und gehen zugrunde, wenn nicht die normale Kernplasmarelation durch Resorption des Kernes, durch Encystierung oder Conjugation widerhergestellt wird.

Außerdem wollte ich Zellzahl und -Größe im besondern des primären Mesenchyms untersuchen und so eventuell eine Erklärung für die widersprechenden Angaben von Driesch und Boveri finden.

Das Material stammte von Seeigeln, die aus Rovigno zu Kurszwecken nach München geschickt waren. Ich verwandte ausschließlich *Strongylocentrotus lividus*. Für die reichliche Überlassung von Material, sowie hauptsächlich für die Einführung in seinen Ideenkreis sage ich meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. R. Hertwig auch hier meinen herzlichsten Dank.

Die Versuchsanordnung war äußerst einfach. Es wurden die mit dem Samen eines Tieres befruchteten Eier in drei Portionen geteilt und in drei gleich großen Glasschalen kultiviert. Die eine Schale wurde behufs Abkühlung in ein Bassin mit fließendem Leitungswasser eingetaucht, die zweite blieb im Zimmer, die dritte kam auf den Brutschrank.

Die erste, die Kältekultur, war einer konstanten Temperatur von 9°, die Wärmekultur einer von 22° ausgesetzt. Dagegen schwankte die Zimmertemperatur zwischen 17°—19° C. An einem Nachmittage stieg sie sogar auf $20^1/_2$° an; diese einer vorübergehenden Temperaturerhöhung ausgesetzte Kultur wird im folgenden nicht mehr berücksichtigt werden. Für meine später angesetzten Zimmerkulturen traf ich Vorsorge, daß etwas Ähnliches nicht wieder vorkam.

Im Lebenden wurde verhältnismäßig wenig untersucht. Die Hauptsache der Resultate wurde an Eiern gewonnen, die mit Pikrinessigsäure abgetötet und mit Boraxkarmin gefärbt in Nelkenöl oder Balsam gebracht worden waren.

Ich hatte sieben Versuchsreihen angestellt und die Befunde von der einen Kultur immer an den andern kontrolliert, da naturgemäß eine Kultur nicht jedes Stadium gleich günstig für einen Vergleich aufwies. Einige Modifikationen des Versuches mit »überreifen« Eiern sollen später Erwähnung finden.

Der Unterschied zwischen der Kälte- und Zimmer- bzw. Wärmekultur ist so groß, daß man ohne weiteres die Kulturen auf Stadien, welche ihrem Entwicklungsgrad nach einander entsprachen, voneinander unterscheiden kann. Ein Blick genügt, um uns zu überzeugen, daß in der Kälte die Zellen ungewöhnlich groß und entsprechend gering an Zahl sind. Die Schwierigkeit liegt nur im Auffinden von Vergleichsobjekten, an denen man diese Überzeugung exakt nachweisen könnte.

Daß die Zeit nach des Befruchtung beim Vergleich nicht herangezogen werden kann, ist selbstverständlich. Driesch (98) hat eine kleine Tabelle von dem Furchungstempo in der Wärme gegeben. Und kürzlich hat Peter (06) gezeigt, daß sich die Zellen bei 10° höherer Temperatur etwa $2^1/_4$ mal so oft teilen. Dies Verhalten erinnert an die Beschleunigung, welche chemische Prozesse bei Erhöhung der Temperaturen erleiden. In beiden Fällen ergibt sich derselbe Quotient, wenn man die Beschleunigung bei niederer und höherer Temperatur vergleicht. Ich kann Peters Quotienten schätzungsweise bestätigen, obgleich ich ihn nicht näher nachgeprüft habe, da dies

außerhalb des Rahmens meiner Arbeit liegt, die sich mehr auf morphologischem Gebiete bewegt.

Tabelle I.

Stunden nach der Befruchtung	Kälte 9°	Zimmer 17—19°	Wärme 22°
7	großzellige Blastula	kleinzellige Blastula	Blastula
22	Blastula	Blastula, Mesench.	Gastrula, Beginn.
$29^1/_2$	-	Gastrula	tiefe Gastrula, Enterohydrocöltaschen
$47^1/_2$	Mesenchym	Plutei	Plutei
$55^1/_2$	Beginn von Gastrula	ganz alte Plutei	
$70^1/_2$	Gastrula		
80	-		
$95^1/_2$	tiefe Gastrula		
$118^1/_2$	Enterohydrocöltaschen prismat. Gastrula		

Ein Blick auf die Tabelle I, die ich meinem Protokoll entnehme, genügt, um zu zeigen, daß gleich alte Larven keine Vergleichsobjekte sind.

Ebensowenig ist die Zellzahl oder die Zellgröße geeignet uns solche zu liefern, wie wir später sehen werden.

Zum Vergleich nahm ich immer gleiche Stadien, also Beginn der Mesenchymbildung, Beginn der Gastrulation, das Auftreten der Entero-Hydrocöltaschen. Dies sind ganz umschriebene Stadien, die man gut miteinander vergleichen kann, besonders das erste und letzte.

Dagegen sind die Wärme- und Kälteblastulae nicht ohne weiteres vergleichbar, denn aus den »großzelligen« entstehen die »kleinzelligen« und wir haben gar keinen Anhaltspunkt zum Vergleich. In der Kälte sind die Zellen sehr groß und daher die Zwischenräume auch sehr groß, so daß sehr bald eine Blastulahöhle entsteht, also auch der Beginn der Blastula liefert keine Vergleichsobjekte.

Als jüngstes Vergleichstadium habe ich die Blastula mit beginnender Mesenchymbildung gewählt. Zur Bestimmung der Zellzahl zählte ich die Kerne im größten optischen Durchschnitt, wobei ich mich starker Objektive (DD oder $^1/_{12}$ Immers. von Zeiss) bediente und die Mikrometerschraube nur minimal bewegte zur scharfen Einstellung. Diese Methode ist natürlich subjektiv und ungenau, doch fällt es bei den großen Differenzen nicht so sehr ins Gewicht. Auch sind die der Untersuchung anhaftenden Fehlerquellen, daß man nicht

Fig. 1 *a.*

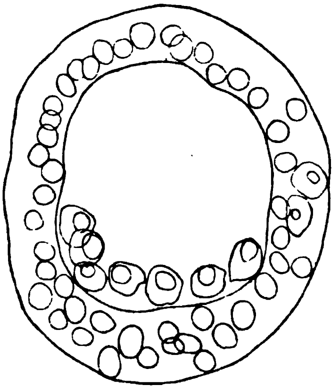


Fig. 1 *b.*

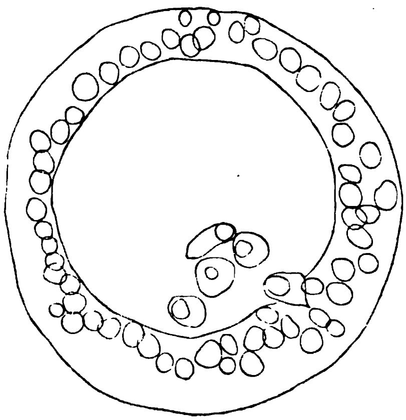
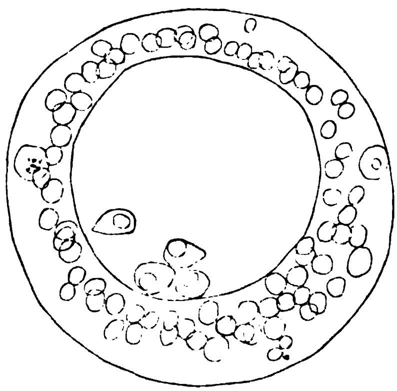


Fig. 1 *c.*



absolut gleiche Stadien vor sich hat, so gering, daß sie gar nicht in Betracht kommen. Fig. 1 *a*, *b*, *c*, zeigt die Stadien und die Zählweise. In diesen Figuren sind nur ausnahmsweise Zellgrenzen, meist nur die Kerne, mittels Abbeschem Zeichenapparat eingetragen (sämtliche Bilder sind mit $^1/_{12}$ Immers. Oc. 2, Papier auf dem Tisch mit Zeichenapparat, alles von Zeiss, gezeichnet und auf $^1/_2$ verkleinert, außer 4 und 5). Ich gebe hier die Zahlen wieder, die ich bei je einem Dutzend von Blastulis fand. Daß diese aus einer Kultur stammten, ist so selbstverständlich, daß ich es später nicht immer wieder erwähnen werde. Auch wurden die Zahlen durch exakte Stichproben, sowie durch schätzungsweise Musterung eines großen Materials kontrolliert. Ich bestimmte also die Kern- bzw. Zellzahl der Blastulawand im größten optischen Querschnitt bei beginnender Mesenchymbildung mit 74, 81, 70, 84, 79, 62, 68, 68, 76, 62, 75, 70, im Mittel 72 für die Wärmekultur. 58, 52, 56, 57, 60, 58, 60, 58, 55, 58, 60, 56 im Mittel $57^1/_3$ in der Zimmerkultur, und 45, 49, 46, 48, 48, 48, 45, 45, 44, 45, 48, 46, im Mittel $46^1/_4$ für die Kältekultur.

Die Fehlerquellen bei zahlreichen kleinen Zellen ist natürlich eine sehr viel größere

als bei wenigen großen und daher ist auch die größte gezählte Differenz der Zellzahl in der Wärme 12, im Zimmer 8, in der Kälte 5 leicht erklärlich. Die Figuren 1 *a*, *b*, *c* (deren Kerne ich erst nachträglich zählte) weisen recht gut diese Mittelwerte auf: 1 *a* hat 47, 1 *b* 59, 1 *c* 79 Kerne. Bei so großen Zahlendifferenzen spielen Ungenauigkeiten der Methoden, wie sie oben erörtert wurden, keine nennenswerte Rolle.

Da nun die Größe der Blastulae in der Wärme wie in der Kälte und auch der Blastulahöhle gleich ist, so folgt daraus unmittelbar, daß die Zellgröße umgekehrt proportional der Zellzahl ist.

Und da unsre Zahlenangaben auf große Exaktheit keinen Anspruch machen, brauchen wir in der Rechnung nicht allzu penibel zu sein und runden das Verhältnis der Zellzahl von $72:46^1/_4$ auf 3:2 ab. Die Zellen in der Kälte sind also um die Hälfte größer als in der Wärme. Alle diese Zahlen gelten für den optischen Querschnitt, sind also nur zweidimensional. Ich habe nun versucht die Gesamtzahl der Blastulazellen daraus zu berechnen, wobei ich die Annahme machte, daß die Zellhöhe in Wärme und Kälte gleich sei und der Querschnitt jeder Zelle quadratisch sei. Die Resultate, die auf diese rohe Methode gewonnen werden, sind natürlich ganz approximativ. Die Zellhöhe vernachlässigte ich, da ich für die Blastulawand stets ähnliche Werte erhielt. Den Durchmesser der Blastula maß ich im Durchschnitt mit 30 Teilstrichen, die 187,5 μ ausmachen. Daraus ergibt sich die Peripherie. Diese dividierte ich durch die gezählte Zellzahl, also 72; 57,3; 46,25 und erhielt so die lineare Zellbreite, die gleich der Zelltiefe ist. Ich erhob den Wert aufs Quadrat und erhielt so die Zellgröße, die mit x (der Gesamtzellenzahl) multipliziert die Oberfläche der Blastula ausmacht. Ich stellte mir also die Formel auf $\left(\frac{2\,r\pi}{72}\right)^2 x = 4\,r^2\pi$ (für die Wärme) und erhielt so die Zahlen 1650; 1045; 680 für Wärme, Zimmer und Kälte. (Morgan [96 a, b] gibt für *Sphaerechinus* 500, für *Echinus* 1000 als Gesamtzellzahl ohne genauere Angabe des Stadiums und etwa 800 für *Strongylocentrotus* [03] $1^1/_2$ Std. vor der Gastrulation.) Es sind somit in der Wärmeblastula etwa $2^1/_2$mal so viele und so kleine Zellen als in der Kälteblastula.

Wenn wir nun auch die Zeit berücksichtigen, die in beiden Fällen verflossen ist, so ersehen wir aus obiger Tabelle I, daß die Kälteblastulae $47^1/_2$ Stunden alt waren. Die Wärmeblastulae dagegen 22. Und dabei war die Mehrzahl der Eier im Stadium des Gastrulations-

beginns und nur eine verhältnismäßig sehr geringe Anzahl im Beginn der Mesenchymbildung. Wir können daher mit einer gewissen Berechtigung sagen, daß die Kältekultur etwa $2^1/_2$mal soviel Zeit gebraucht hat, wie die Wärmekultur, um das gleiche Stadium zu erreichen. Daß die Zellgröße mit der Zeit in der Kältekultur direkt proportional ist und denselben Quotienten $2^1/_2$ gegenüber der Wärmekultur aufweist, möchte ich nur erwähnen, ohne näher darauf einzugehen, weil die Werte zu ungenau sind, als daß man ohne Nachprüfung darauf weiterbauen könnte. Nur erwähnen muß ich noch, daß sich aus obigen Zahlen die Häufigkeit der Zellteilungen in Wärme und Kälte sich verhält wie etwa 6 : 1.

Fig. 2 *a*.

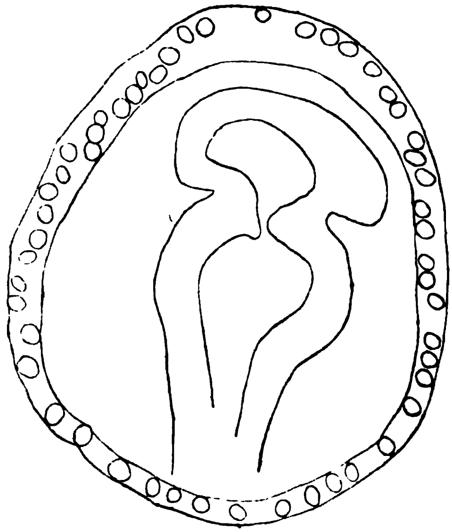
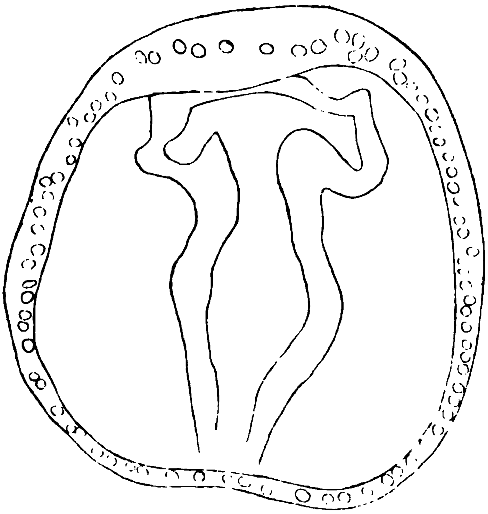


Fig. 2 *b*.



Von späteren Stadien ist die Zählung und Berechnung natürlich noch viel ungenauer. Doch scheint dasselbe Verhältnis gewahrt zu bleiben, wie es Fig. 2 *a*, *b* zeigt. Es ist dies das Stadium der Enterohydrocölausstülpung für Kälte und Zimmerkultur. Die Zählung ist hier insofern ungenauer, als an der oberen verdickten Ectodermplatte nur die äußere Zellreihe mitgezählt wurde. Ich zählte also wieder im größten

optischen Querschnitt im Ectoderm in der Zimmerkultur (54 Stunden alt) 75, 73, 74, 75, 79, 82, 80, 85, 77, 72, im Mittel 77,3 Kerne.

In der Kältekultur ($120^1/_2$ Stunden alt) 57, 57, 52, 50, 51, 51, 54, 57, 51, 54 im Mittel 53,4 Kerne.

Auf der Fig. 2*a* zählen wir 51; auf 2*b* 80 Kerne.

Fig. 3 *a*.

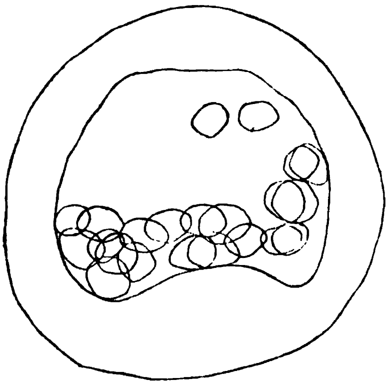
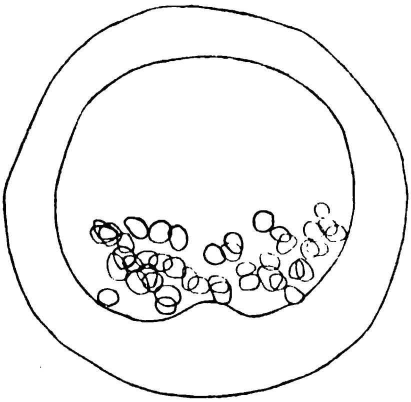


Fig. 3 *b*.



Besonders wichtig sind unsre Experimente zur Prüfung der Frage, ob die Zahl der Mesenchymzellen für eine Art absolut konstant ist, oder ob nur bei ganz gleichen äußeren Bedingungen. Leider versäumte ich am Lebenden ausgedehntere Zählungen zu machen. Driesch gab (98b) 50 als Mittelwert für *Strongylocentrotus* an; Boveri (03) fand 40. Während Driesch bei Bastardierungen von Echiniden rein-mütterliche Charaktere erzielte (98b), sah Boveri in der Erhöhung der Mesenchymzellenzahl über die Norm des Eies einen Einfluß der Samenzelle. Die Mittelwerte sind nach Driesch für *Echinus* etwa 60, für *Strongylocentrotus* 50; für *Sphaerechinus* 40. Doch gelten diese Zahlen, wie wir sehen werden, nur bei gleicher Temperatur.

Es genügt ein Blick auf Fig. 3 *a* und *b*, die beginnende Gastrulation bei Kälte- und Zimmerkulturen darstellen, um zu zeigen, daß die Proportionalität in Zellzahl und Größe auch in den Mesenchymzellen gewahrt bleibt. Bei fixiertem und gefärbtem Material sind die Zählungen schwieriger und daher ungenauer als beim lebenden Objekt, aber auch oberflächlichere Angaben können den großen Einfluß der Temperatur dartun. Ich zählte im Mittel in der Kältekultur 20 bis 25, in der Zimmerkultur etwa 45 und in der Wärmekultur etwa 75 Mesenchymzellen. Letzte Zahl ist natürlich am ungenauesten. Ich

muß dabei erwähnen, daß man bisweilen eine ganz atypisch starke Mesenchymzellenwucherung vorfindet, doch sieht man dann auch stets Kerndegenerationsbilder, die auf das Pathologische dieses Prozesses hinweisen. Die Zellgröße ist wieder umgekehrt proportional der Zellzahl. Aus alledem geht klar hervor, daß bei Angaben über die Mesenchymzellenzahl die Temperatur ein nicht zu vernachlässigender Faktor ist.

Wir können unsre Resultate kurz zusammenfassen: Die Seeigeleier entwickeln sich bei verschiedener Temperatur harmonisch, wobei die Zellzahl im umgekehrten Verhältnis zur Zellgröße steht. Da in der Kälte die weniger zahlreichen Zellen mehr Zeit zur Bildung eines bestimmten Stadiums benötigen, ist das Verhältnis der Häufigkeit der Zellteilung durch das Produkt von zwei Quotienten auszudrücken.

Nachdem wir so Zellgröße und -zahl besprochen haben, wenden wir uns der Kerngröße zu. Ich bestimmte dieselbe mit $^1/_{12}$ hom. Immers. von Zeiss und Ocularmikrometer, von dem 1 Teilstrich $1^1/_3\,\mu$ entspricht. Es wurden von etwa 10 Individuen je 20—30 Kerne gemessen; wenn die Schwankungen größer waren, natürlich mehr, als wenn eine große Gleichmäßigkeit vorgefunden wurde. Gemessen wurden Kerne des Ectoderms und zwar wurden nur runde gewählt und der Diameter bestimmt. Es konnte die Tiefenmessung wegfallen, da die Kerne kugelig sind. Wenn der Diameter über einen Teilstrich hinausreichte wurde schätzungsweise $^1/_2$ zugesetzt oder weggelassen, wenn es $^1/_4$ nicht überschritt. Die Fehlerquelle dieser subjektiven Messung beträgt etwa $^1/_2\,\mu$, kommt also nicht in Betracht.

Tabelle II.

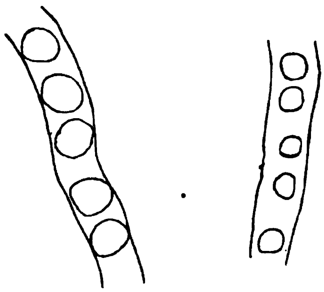
	Diameter der Kerne im Ectoderm (1 Teilstrich = 1,33 μ)	Kälte	Zimmer
B	Blastula mit Beginn der Mesenchymbildung . . .	4,13	3,37
F	Gastrulaeinstülpung tief, aber ohne Anschluß an das gegenüberliegende Ectoderm	4	3,15
F	Enterohydrocöltaschen	3,5	2,75
C	Pluteus armlos, entwickelt sich in der Kälte nicht weiter	2,81	2,18
F	ausgewachsene Plutei	2,3	2,4

Die Resultate möge beifolgende Tabelle II erläutern, die nur für Kälte und Zimmer aufgestellt ist. Als Mittelgröße für die in Fig. 1 dargestellten Blastulae fand ich mit andrer Vergrößerung bei Wärme 3,9, Zimmer 5,9, Kälte 7,1.

Daß bei den größeren Zellen der Kältetiere größere Kerne sich finden und daß diese allmählich kleiner werden, ist ganz selbstverständlich. Was uns besonders hier interessiert ist die Frage, ob die Kernplasmarelation durch die verschiedenen Temperaturen beeinflußt ist, ebenso wie es R. Hertwig und seine Schüler bei den Protozoen nachgewiesen haben. Dazu müssen wir die Zellgröße kennen. Wir berechneten oben die Gesamtzellzahl mit 1650, 1045, 680 und sahen, daß die Zellgröße umgekehrt proportional war, also ungefähr im Verhältnis steht wie $1 : 1^1/_2 : 2^1/_2$. Die Volumina der Kerne verhalten sich wie 47,7 : 109 : 158,59 (wobei ich Dezimalen unter 5 unberücksichtigt lasse). Es ergibt sich also die Proportionalität für die Zellgröße $1 : 1^1/_2 : 2^1/_2$ und für das Kernvolumen $1 : 2^1/_4 : 3^1/_3$.

Es existiert somit eine Beeinflussung der Kernplasmarelation durch die Temperatur und zwar in der Kälte zu Ungunsten des Plasmas. Genau dasselbe Resultat erhielt Hertwig bei Protozoen. —

Fig. 4.



Man könnte mir einwenden, die Fehlerquellen seien zu groß, und durch die Berechnung noch so gewachsen, daß man nichts mehr darauf geben könnte. Dagegen möchte ich hervorheben, daß die Zahlen nur ausdrücken, was der Augenschein zeigt. Ich gebe in Fig. 4 *a* und *b* genaue Kerngrößen an von demselben Präparat, aus dem Fig. 2 stammt. Man sieht, wie ungeheuer das Mißverhältnis zwischen Kerngröße und Plasma in *a* der Kältekultur, gegenüber *b* der Zimmerkultur ist.

Außer diesen bisher besprochenen Hauptversuchen, machte ich einige Modifikationen. So untersuchte ich, ob der Zeitpunkt der Kältewirkung von Einfluß war. Ich brachte meine Kulturen sofort nach der Befruchtung, ferner auf dem 2, 8, 16, und 32 Zellenstadium vom Zimmer in die Kälte, ohne jedoch qualitative Unterschiede nachweisen zu können. Die später in die Kälte gebrachten Kulturen hatten natürlich zeitlich einen Vorsprung; eine »Nachwirkung« wie sie Hertwig (03) bei Dilepten beobachtete, konnte ich nicht nachweisen. —

Dagegen gab ein Versuch mit »überreifen« Eiern positive eindeutige Resultate. Und nur weil es ein einziger, also nicht kontrollierter Versuch ist, will ich ihn nicht ausführlich behandeln. Als die Seeigel ankamen, fand man, daß ein isoliertes Weibchen (es waren

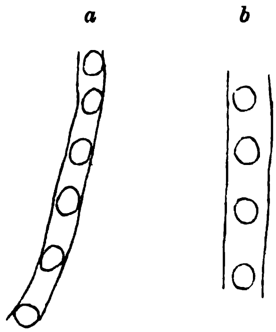
nur noch *Psammechinus* im Gefäß) spontan auf der Reise Eier gelegt hatte. Ich machte sofort am Abend mit frischen entleerten Eiern dieses Weibchen eine Befruchtung und wiederholte sie an den nächsten Tagen immer am Morgen. Die erste Befruchtung abends glückte gut, die zweite am nächsten Morgen war schon mäßig und die dritte am darauf folgenden Tag war so pathologisch, daß ich sie wegwerfen mußte.

Die Tiere der ersten Befruchtung entwickelten sich bezeichnender Weise am besten auf dem Brutschrank, wo sonst meine Kulturen zum größten Teil abstarben. Es ist meine einzige Wärmekultur, in der die große Mehrzahl der Eier sich zu normalen ausgewachsenen Pluteis entwickelte.

Nach den bisherigen Erfahrungen HERTWIGS scheint nun die »Überreife« der Eier in einer Verschiebung der normalen Kernplasmarelation zu Ungunsten des Plasmas zu bestehen. Das Gegenteil findet durch die Wärme statt und somit wäre die Überreife durch die Wärme kompensiert worden. Ist diese Überlegung richtig, so muß dagegen die Kälte in gleicher Richtung, wie die Überreife die Kernplasmarelation umändern: Es muß zu einer Hypertrophie des Kernes kommen, die eine weitere Zellteilung unmöglich macht, also zu einer Entwicklungshemmung. Und dies trat denn auch bei der Kältekultur eklatant zum Ausdruck. Die Eier entwickelten sich normal nur bis zur Blastula mit unverhältnismäßig großen Kernen. Daneben fanden sich alle möglichen Furchungsstadien. Exakte Angaben kann ich leider nicht machen, da ich ursprünglich mein Augenmerk nicht auf diese jüngsten Furchungsstadien gelegt hatte und somit kein Vergleichsmaterial besitze. Ich hoffe diese Lücke später einmal ausfüllen zu können, und möchte hier nur ein einzelnes Beispiel anführen. In einer gewöhnlichen Kältekultur maßen die Kerne 24stündiger Blastulae 7, 6, 6, 7, 7, 7, 7, 7, 7; in der ebenso alten Kältekultur überreifer Eier maß ich 7, 7, 6/9, 7/8; 6, 7, 7, 7, 7, 7; 9/6, 9/8, 9/8, 9/9, an drei verschiedenen Objekten; bei der zweiten Befruchtung am folgenden Morgen desselben Muttertieres maß ich Kerne freilich etwas jüngerer Blastulae 10/8, 10/8, 10/8, 9/9, 10/8, 9/8, 10/8. Das von mir benutzte Untersuchungsmaterial ist zu spärlich, als daß ich den wenigen aufgeführten Zahlen größere Beweiskraft beimessen könnte, auch habe ich oben hervorgehoben, daß man Blastulae nicht ohne weiteres miteinander vergleichen kann. Ferner ist die gleiche Zeit seit der Befruchtung trotz gleicher Temperatur nicht als Maß verwendbar, da wir bei der Überreife eine Verschie-

bung der Kernplasmarelation annehmen. Für die Auffassung, daß die Entwicklungshemmungen durch eine »Depression« der Furchungszellen bewirkt sei, sprechen noch folgende Tatsachen. In den meisten Kältekulturen blieb die Entwicklung auf dem Stadium der prismatischen Gastrulae stehen. Es bildeten sich wohl vereinzelt junge Plutei, aber nur in einer einzigen entwickelten diese lange Armfortsätze wie die Zimmerkulturen. Ich maß von dieser die Kerne und fand dieselbe Größe wie in der Zimmerkultur (siehe Tabelle II); die eine Dezimale rechne ich dabei als innerhalb der Fehlergrenze. Daß trotzdem ein Unterschied in der Kernplasmarelation existiert, möge Fig. 5 illustrieren. Wir sehen gleich große Kerne, aber bedeutend mehr Plasma in den Zimmerpluteis. In derselben Tabelle II sehen wir aber bei jungen Pluteis ohne Armfortsätze die Zahlen 2,81 für die Kälte und 2,18 für das Zimmer. Und in dieser Kultur entwickelten sich die Plutei in der Kälte nicht weiter. Diese Plutei sahen aus, als beständen sie nur aus Kernen.

Fig. 5.



Die Entwicklungshemmung ist hier, glaube ich, unzweifelhaft auf einen Mangel von Protoplasma zurückzuführen. Im Ei ist das Plasma eine gegebene Größe; die Kernplasmarelation, die durch Kältewirkung verändert ist, kann nicht durch Nahrungsaufnahme von außen und neue Plasmabildung zur Norm reguliert werden wie bei Protozoen. Wenn daher keine Kernresorption als Regulation eintritt, so tritt eine derartige Verschiebung der Kernplasmarelation zu ungunsten des Plasmas ein, daß ein Zustand der Depression eintritt. Die Zelle ist nicht mehr teilfähig; es tritt eine Entwicklungshemmung ein und zwar um so eher, wenn zwei Faktoren, die in gleicher Weise die Kernplasmarelation verändern, zusammentreten, wie z. B. die Kälte und die Überreife.

Über die Regulation durch Kernresorption wissen wir nichts; daß eine solche eintreten muß, beweist ein Blick auf Tabelle II.

Die Besprechung der Entwicklungshemmungen führt uns von selbst zur Frage der Beendigung morphogener Elementarprozesse, um ein Wort von Driesch zu gebrauchen. — Morgan hat zuerst diese Frage gestreift, dann Driesch und R. Hertwig dieselbe behandelt. Bei Morgan ist der bestimmende Faktor die Zellzahl, bei Driesch die Zellgröße, bei Hertwig die Kernplasmarelation.

So sagt MORGAN (96): »In the egg-fragments and in the isolated blastomeres the ultimate size of the cells produced by repeated division determines when the division shall come to an end for a certain stage of the ontogeny.« Er glaubt also, daß die Größe einer Zelle eines bestimmten Stadiums nicht unter ein bestimmtes Minimalmaß herabsinken kann. Daß er aber die Zellzahl als das wesentliche formative Element anspricht, geht aus dem Satz hervor wo er eine Entwicklungshemmung erklärt aus der: inability to form the number of cells necessary for the later stage of the development. Er war zu dieser Auffassung dadurch gekommen, daß er z. B. die Zahl der Darmzellen bei *Sphaerechinus* stets auf etwa 50 bestimmte, mochte es sich um Ganz- oder Halb-Larven handeln. DRIESCH (98) hat mit Recht hervorgehoben, daß die Zahlen von MORGAN so inkonstant und unsicher sind, daß jede Aussage unmöglich ist.

Diese Inkonstanz der Zahlen machen die vielseitigen und ausgedehnten Untersuchungen M.s für einen Dritten unbrauchbar, besonders da er sehr viel experimentiert hat, ohne auf die normale Entwicklung ausführlicher einzugehen und er auch keine genaueren Angaben über die Stadien macht. Auch in seinem theoretischen Teil treffen wir verschiedene Anschauungen, die sich z. T. widersprechen. Die Kernplasmarelation hat er erkannt, wenn auch nicht weiter konsequent durchgeführt, so heißt es z. B.: »Die Zahl der Zellen in Blastulis, welche aus Eifragmenten erhalten sind, steht im Verhältnis zur Größe der Blastula, indem die Grenze der Teilbarkeit jeder Zelle durch das Verhältnis von Kern zu Protoplasma bestimmt ist« und ferner: »in egg-fragments the size of the cell determines the size of the contained nucleus«. Aber es sind dies mehr sporadische Ausführungen, es ist kein geschlossener Ideenkreis. Dafür daß er die Zellzahl für den Abschluß der Furchung verantwortlich machte, seien noch zwei Stellen aus seiner *Amphioxus*-Arbeit citiert: »Mere size therefore of the normal blastula cells does not seem in itself the final factor in determining the end of cleavage« und dann: »a definite number of cells is needed, and not simply a definite amount of protoplasm«. Vorher und auch in späteren Schriften (02 und 03) hatte MORGAN freilich auch die Zellgröße als den entscheidenden Faktor angesprochen, eine Auffassung, die DRIESCH (98a und 00) wieder aufnahm und mit MORGANS kritisch gesichteten Angaben, vermehrt durch einige eigne Beobachtungen vertrat: »Die Größe der einzelnen Zelle bestimmter Kategorie scheint ein Faktor zu sein, der ganz besonders fixiert ist.« Der Lehre von der »fixen Zellgröße« trat dann auch WILSON bei.

Diese Anschauung beruht auf der Beobachtung, daß bei Teillarven die Zellgröße nicht kleiner als die von Ganzlarven war. So sagt DRIESCH: »In der Größe der Zellen konnte ich (nach Taxierung) keinen Unterschied von denen normaler Blastulae entdecken; es beträgt also wohl die Anzahl der Zellen die Hälfte der normalen, wie es ja die Furchung vermuten läßt.«

Wie wir gesehen haben, kann man Zahl und Größe der Zellen eines bestimmten Stadium so beeinflussen durch verschiedene Temperatur, daß von einer »fixierten Zellgröße« nicht die Rede sein kann. Nach unsern Resultaten kann weder die Zellzahl noch die Zellgröße ein die Beendigung der Furchung bestimmender Faktor sein.

Wir wollen nun sehen, ob die Kernplasmarelation etwas zur Lösung unsres Problems beiträgt. Dabei müssen wir die Grundanschauungen R. HERTWIGS als bekannt voraussetzen. Auf ihnen basiert auch BOVERI (04). Nach R. HERTWIG tritt eine Zellteilung dann ein, wenn die »Kernplasmaspannung« zu groß geworden ist, d. h. wenn das Plasma eine bestimmte Größe erreicht hat. Es wächst dann der Kern auf Kosten des Plasmas (Teilungswachstum) und es wird somit die Teilung ausgelöst. Diese Spannung kann bei Protozoen durch Assimilation der Nahrung zu Plasma bewirkt sein, sie kann auch durch andre uns unbekannte Ursachen gebildet werden. Folgendermaßen erklärt R. HERTWIG (05) »die Erscheinungen des Furchungsprozesses. Zu Beginn desselben ist eine hochgradige Kernplasmaspannung, ein enormes Mißverhältnis von Kern- und Protoplasmamasse vorhanden. Wenn nun auch mit jeder Teilung das Kernmaterial ungefähr auf das Doppelte seiner am Beginn der Teilung vorhandenen Masse heranwächst, so bedarf es doch zahlreicher aufeinander folgender Teilungen, ehe das Mißverhältnis von Kern und Plasma ausgeglichen und damit das Ende des Furchungsprozesses erreicht wird. Soll sich die Zelle noch weiter teilen, so bedarf sie des Wachstums durch Ernährung«.

Meine Experimente können diese Anschauung nur bestätigen. Wie wir sahen traten Entwicklungshemmungen ein, wenn die Kernplasmaspannung künstlich durch Kälte und Überreife vermindert wurde.

Wenn wir nun auch das Erreichen der normalen Kernplasmarelation als den Faktor ansehen, der die Beendigung der morphogenen Elementarprozesse bewirkt, so ergeben sich aus dieser Anschauung wieder neue Probleme und Fragestellungen. Was bewirkt die Kernplasmaspannung, warum gleicht sie sich nicht schon vor der Befruch-

tung durch Teilungen aus? Es muß eine Hemmung des gewöhnlichen Teilungsfaktor im unbefruchteten Ei existieren, von der wir nichts wissen. Und warum gleicht sich die Spannung so allmählich in der Furchung aus und nicht sofort durch eine Teilung, wobei der Kern sich gleich auf die dem Plasma entsprechende Größe heranwachsen könnte? Auch hier muß ein hemmender und regulierender Faktor existieren, und zwar kann man die Chromosome als solchen ansprechen. (Ich möchte hier betonen, daß die folgenden Ausführungen auf einer Besprechung mit Prof. HERTWIG basieren, der diese Gedanken in einem noch unveröffentlichten Aufsatze niedergelegt hat.) Eine gewöhnliche Zellteilung tritt ein, wenn die Chromosome auf das Doppelte ihrer ursprünglichen Größe angewachsen sind; durch die Teilung ist die Kernplasmaspannung beseitigt.

Ganz im Gegensatz hierzu existiert dieselbe in hohem Maße nach der ersten Teilung des befruchteten Eies. Die Tochterchromosome bilden in der ersten Blastomere einen Kern, der viel zu klein ist im Verhältnis zum Plasma, so daß die zweite Furchungsteilung sofort erfolgt. Das gleiche gilt für die folgenden Furchungsteilungen. Es müßte also, da das Plasma halbiert, die Chromosome aber sich verdoppeln, die Kernplasmaspannung bei jeder Furchungsteilung etwa auf ein Viertel reduziert werden.

Nun wachsen aber die Chromosome bei der Furchung nicht auf das Doppelte ihrer ursprünglichen Größe heran, denn sie werden im Laufe der Furchung immer kleiner. Es ist dies eine Tatsache, die nie genügend beachtet worden ist. Sie kommt auch sonst häufig vor; z. B. kann man dies sehr schön an den Ovo- und Spermatogonien von *Ascaris* sehen.

Es wäre ferner denkbar, daß bei der Furchung die Chromosome überhaupt nicht wüchsen, daß also die erste Furchungszelle dieselbe Kernplasmarelation besitzt wie die letzte Furchungszelle. Das ist, wie wir gesehen haben, nicht der Fall. Die Kernplasmaspannung schwindet allmählich im Verlauf der Furchung. Aus den Untersuchungen von BOVERI (05) geht hervor, daß die Chromosomen in konstantem Verhältnis zur Kernoberfläche stehen; wir können natürlich auch von der Oberfläche auf die Chromosome schließen, selbstverständlich ceteris paribus. Bei verschiedenen Stadien des Furchungsprozesses dürfte schon der verschiedene Flüssigkeitsgehalt der Kerne einen Rückschluß von Kerngröße auf die Chromosome vereiteln. Denn wir sehen, daß die ersten Furchungskerne bei Färbung sehr blaß, also chromatinarm sind im Verhältnis zu Blastulakernen. Doch

kommt diese Fehlerquelle bei uns nicht in Betracht, da wir die Kernplasmarelation bei verschiedener Temperatur vergleichen können.

Da die Zahl der Chromosome konstant in unsern Fällen ist, geht schon aus unsern Angaben über die Kerngröße deutlich hervor, daß die Chromosome bei der Furchung allmählich absolut kleiner werden, relativ aber im Verhältnis zum Plasma immer wachsen. Man kann auch deutlich den Unterschied in der Chromosomengröße bei Kälte- und Wärmekulturen direkt wahrnehmen; meßbar sind diese Unterschiede freilich nicht. Bei der Bedeutung, die man den Chromosomen beimißt, ist die Annahme eines komplizierten Baues und eines langsamen Wachstums derselben nichts Gezwungenes. Die Unmöglichkeit eines raschen Wachstums der Chromosome verhindert somit den Ausgleich der Kernplasmaspannung durch eine Teilung; nur allmählich kann das Chromosom sich vergrößern, also nur allmählich vermindert sich die Kernplasmaspannung, folglich dauert sie längere Zeit an und während dessen müssen ununterbrochen Zellteilungen stattfinden. Wir könnten also statt von einer »Kernplasmarelation« von einer »Chromosomenplasmarelation« reden. Es wäre somit die Masse des Protoplasmas beeinflussend für die Größe der Chromosome, da der Kern so lange wächst, bis die normale Kernplasmarelation hergestellt ist; wir dürfen also die Vorgänge in der Zelle nicht einseitig durch den Kern bestimmt uns vorstellen.

Aus diesen Erörterungen geht hervor wie innig die Beziehungen von Plasma und Chromosomen sind, was nicht ohne Bedeutung für die Anschauungen der Individualitäts- und der Vererbungslehre überhaupt sein dürfte.

Literaturverzeichnis.

BOVERI, TH., (96) Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. II.

—— (03) Über den Einfluß der Samenzelle auf die Larvencharaktere der Echiniden. Ibidem. Bd. XVI.

—— (05) Zellstudien. V. Jena.

DRIESCH, H., (98a) Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. VI.

—— (98b) Über rein-mütterliche Charaktere an Bastardlarven von Echiniden. Ibidem. Bd. VII.

—— (00) Die isolierten Blastomeren des Echinidenkeimes. Ibidem. Bd. X.

—— (05) Zur Cytologie parthenogenetischer Larven von Strongylocentrotus. Ibidem. Bd. XIX.

HERTWIG, R., (03) Über Correlation von Zell- und Kerngröße. Biolog. Centralblatt.

—— (05) Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhandl. Deutsch. Zoolog. Gesellschaft.

MORGAN, T. H., (96a) Studies of the »Partial« Larvae of Sphaerechinus. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. II.

—— (96b) Experimental Studies of the Blastula and Gastrula Stages of Echinus. Ibidem. Bd. II.

—— (96c) The Number of Cells in Larvae from Isolated Blastomeres of Amphioxus. Ibidem. Bd. III.

—— (02) The proportionate Development of Partial Embryos. Ibidem. Bd. XIII.

—— (03) The Gastrulation of the Partial Embryos of Sphaerechinus. Ibidem. Bd. XVI.

PETER, K., (06) Der Grad der Beschleunigung tierischer Entwicklung durch erhöhte Temperatur. Ibidem. Bd. XX.

WILSON, E. B., (93) Amphioxus, and the Mosaic Theory of Development. Journal of Morph. Bd. VIII.

Inhalt des dritten Heftes.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

ARCHIV

FÜR

ENTWICKLUNGSMECHANIK DER ORGANISMEN.

HERAUSGEGEBEN

VON

WILHELM ROUX,

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN HALLE A/S. S.

ZWEIUNDZWANZIGSTER BAND.

VIERTES HEFT.

MIT 4 TAFELN UND 41 TEXTFIGUREN.

AUSGEGEBEN AM 11. DEZEMBER 1906.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1906.

Das

Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen

steht offen jeder Art von exakten Forschungen über die „**Ursachen**“ der Entstehung, Erhaltung und Rückbildung der **organischen Gestaltungen***).

Bis auf weiteres werden auch kritische Referate und zusammenfassende Übersichten über andern Orts erschienene Arbeiten gleichen Zieles, sowie Titelübersichten der bezüglichen Literatur aufgenommen.

Das Archiv erscheint zur Ermöglichung rascher Veröffentlichung in zwanglosen Heften sowohl in bezug auf den Umfang, wie auch auf die Zeit des Erscheinens; mit etwa 40 Druckbogen wird ein Band abgeschlossen.

Die Herren Mitarbeiter erhalten unentgeltlich 40 Sonderdrucke ihrer Arbeiten; eine größere Anzahl Sonderdrucke wird bei Vorausbestellung gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert, unter der Voraussetzung, daß die Exemplare nicht für den Handel bestimmt sind. Referate, Besprechungen und Autoreferate werden mit ℳ 40.— für den Druckbogen nach Abschluß des Bandes honoriert.

Die Zeichnungen der Textfiguren sind im Interesse der rascheren Herstellung womöglich in der zur Wiedergabe durch Zinkätzung geeigneten Weise auszuführen**). Die Textfiguren sind vom Texte gesondert beizulegen; an den Einfügungsstellen im Texte sind die Nummern der bezüglichen Figuren anzubringen. Sind die eigentlich für den Text bestimmten, in linearer bzw. punktierter Manier hergestellten Figuren sehr zahlreich, so werden sie besser auf Tafeln beigegeben. Tafeln sind in der Höhe dem Format des Archivs anzupassen; für jede Tafel ist eine Skizze über die Verteilung der einzelnen Figuren beizufügen.

Die Einsendung von Manuskripten wird an den Herausgeber erbeten.

Der Herausgeber:
Prof. Dr. Wilh. Roux,
HALLE a/d. S. (Deutschland).

Der Verleger:
Wilhelm Engelmann,
LEIPZIG.

---

*) Den in nichtdeutscher: in englischer, italienischer oder französischer Sprache zu druckenden Originalabhandlungen ist eine kurze Zusammenfassung der Ergebnisse, sei es in der Sprache des Originals oder in deutscher Sprache beizufügen.

**) Dies geschieht in linearer bzw. punktierter Zeichnung mit tiefschwarzer Tinte oder Tusche, kann aber leicht auch durch nachträgliches Überzeichnen der Bleistiftzeichnung mit der Tuschfeder hergestellt werden. Wer jedoch im Zeichnen mit der Feder nicht geübt ist, kann die einfache Bleistiftzeichnung einsenden, wonach sie von technischer Seite überzeichnet wird. Die Bezeichnungen (Buchstaben oder Ziffern) sind bloß schwach mit Bleistift einzutragen, sofern sie der Autor nicht kalligraphisch herzustellen vermag. Anweisungen für die Herstellung wissenschaftlicher Zeichnungen zu Textfiguren mit Ausführungen über die einzelnen Herstellungsarten und Proben derselben stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern gern unentgeltlich zur Verfügung.

Der Kampf der Gewebe im Regenerat bei Mißverhalten des Unterhautbindegewebes.

Von

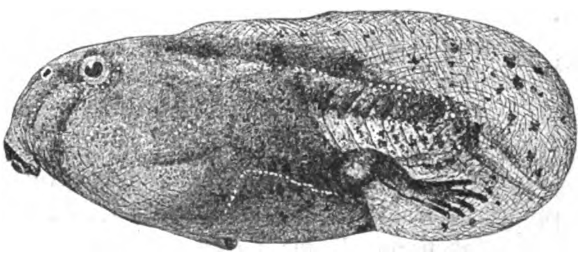
Gustav Tornier (Berlin).

Mit 9 Figuren im Text von PAUL FLANDERKY, Pankow-Berlin.

Eingegangen am 14. Juli 1906[1]).

Als der Verfasser dieser Arbeit schon vor mehreren Jahren an Larven von *Bombinator igneus*, die kurz vor dem Verlassen der Eihaut standen oder ihr eben erst entschlüpft waren, den Schwanz von oben oder unten her bis in die Chorda durchschnitt, um auf diese Weise gegabelte Schwänze zu erzielen — was bei den meisten Individuen auch gelang, wie im Zool. Anzeiger 1901, S. 489 und in den Verhandlungen des V. internationalen Zoologenkongresses zu Berlin 1901, S. 467 mitgeteilt wurde — zeigten sich unter den operierten Individuen auch noch solche, bei welchen in den Schwanz zu tief

Fig. 1.

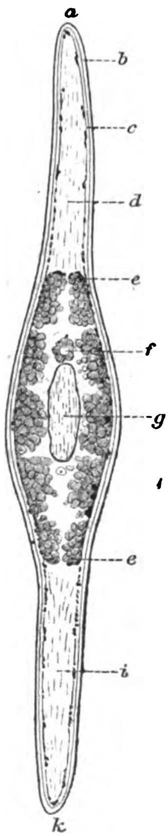


eingeschnitten worden war und bei denen deshalb bald darauf die schon vorher fast losgelöste Schwanzspitze abstarb und abfiel. Bei einem Teil dieser Tiere erfolgte dann normale Schwanzregeneration, d. h. eine solche, die das verloren gegangene Schwanzende durchaus

[1]) Resultate aus diesen Untersuchungen wurden bereits in den Sitzungsber. d. Gesellsch. Nat. Freunde, Berlin. 1906. S. 61 kurz mitgeteilt.

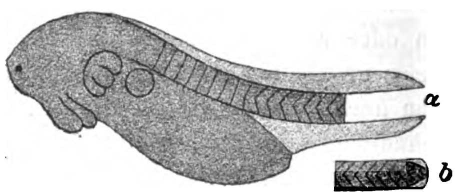
gleichwertig ersetzte; bei einigen andern Tieren aber wurde das verlorene Schwanzende nicht wieder ersetzt, sondern der stehen gebliebene Schwanzrest rundete sich unter Ausbildung einer breiten Bortenlage — rings um sein Hinterende — fast kreisrund ab und wurde so zu einem sehr charakteristischen, dauerfesten Frosch-Stutzschwanz, wie ihn z. B. Fig. 1 dieser Arbeit zeigt.

Fig. 2.



Es galt nun die Entstehungsursachen dieser eigentümlichen Schwanzverbildung nachzuweisen und da drängte sich bei Besichtigung der eben erwähnten Individuen dem Verfasser zum erstenmal die Überzeugung auf, daß unter Umständen beim Regerataufbau ein Kampf zwischen den beteiligten Geweben stattfinden kann, und daß dieser Kampf bei dem Entstehn der vorliegenden Stutzschwänze beteiligt sei. Die daraufhin im Frühjahr

Fig. 3.

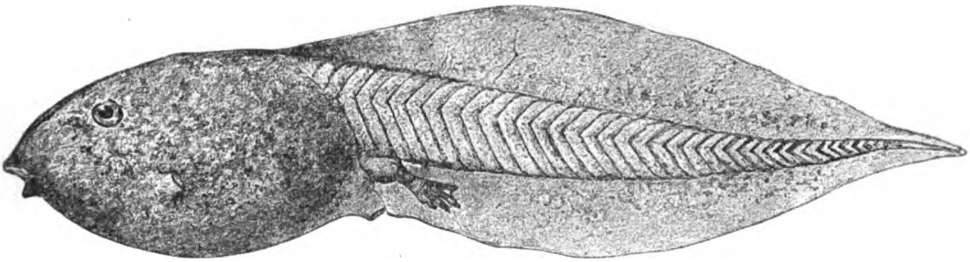


1905 unternommenen Versuche, die genau nach des Verfassers Angaben und unter seiner Kontrolle durch seinen damaligen privaten Hilfsarbeiter Rudolf Schmitt, z. Z. Konservator in Altona, angestellt wurden, ergaben dann die Berechtigung dieser Anschauung.

Operiert wurde dabei an Larven der Knoblauchskröte, *Pelobates fuscus* Laur., deren junger, eben angelegter Larvenschwanz folgende Gestalt und Struktur aufweist. Schon äußerlich betrachtet (Fig. 3) zerfällt er, ähnlich wie der erwachsene, in drei, geweblich ganz verschiedene Abschnitte: in einen mittleren Strang, »den Schwanzkern«, in welchem — wie schon von außen durch die durchsichtige Haut deutlich erkennbar ist — die Schwanzmuskulatur in der Form von $<$förmigen Muskelsegmenten sowie die Schwanzchorda vorhanden sind; unter und über diesem Schwanzkern aber liegen die beiden

Schwanzborten, zwei in Rücksicht auf Gewebebildung gleichwertige Schwanzteile. — Im Querschnitt betrachtet zeigt dann dieser eben angelegte *Pelobates*-Larvenschwanz (Fig. 2) die nachfolgende Zusammensetzung: Die Gewebe des Schwanzkerns sind: das central gelegene Schwanznervenmark (*f*), das von einer bindegewebigen Scheide umschlossen wird; unter ihm liegt die Schwanzchorda (*g*) und beide ihrerseits werden umhüllt von der Schwanzmuskulatur (*e*). Dem Schwanzkern an der Ober- und Unterseite aber sitzt (in *d* und *i*) die Grundsubstanz der beiden Schwanzborten auf, wobei jedes dieser »Schwanzbortenpolster« aus einfachem, hyalinen Bindegewebe besteht. Und dieser ganze »Schwanzinhalt« des Tieres ist zum Schluß überzogen von der Schwanzhaut (*b*, *c*), die also im Mittelgebiet des eben

Fig. 4.



erst angelegten Schwanzes direkt an die Muskulatur des Schwanzkerns (*e*) anstößt, und über und unter derselben je ein Bortenpolster (*d* und *i*) umschließt.

Bei der Operation an diesen eben erst angelegten *Pelobates*-Schwänzen wurde nun in der Weise verfahren (Fig. 3), daß von der Schwanzspitze aus eine größere Strecke in den Schwanz hinein durch horizontale Längsschnitte der Schwanzkern von den Schwanzborten losgetrennt und dann, soweit er freigelegt war, durch einen Querschnitt entfernt wurde (Fig. 3: *a* und *b*). Es entstand so ein Schwanz, in welchem der stehen gebliebene Schwanzkernrest (Fig. 3: *a*) an seinem Schlußrand durch je einen beträchtlichen Lappen reiner Schwanzborte überragt wurde. Die Methode ergab dann die folgenden eigentümlichen Schwanzformen:

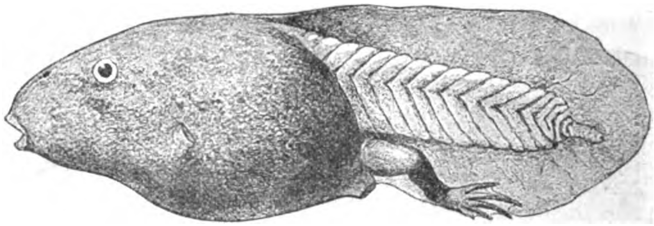
Form 1 (Fig. 5).

Wenn die Körperlänge der erwachsenen *Pelobates*-Larve (Fig. 4) gleich 50 mm gesetzt wird, so ist der Schwanz bei keimechter Gestalt im Mittel 83 mm lang (in einem Fall 77, im andern 80, im

dritten 87 mm), d. h. also wesentlich länger als der Körper der Larve. Es sind ferner in diesem Schwanz die ersten 25 bis 29 Muskelsegmente unschwierig zu zählen, während 34 bis 38 nachweisbar sind. Dabei reicht hier der Schwanzkern bis an das äußerste Ende des Schwanzes, wo er vermittels der Chorda, deren Endabschnitt muskelfrei ist und nicht mehr vom Schwanzmark begleitet wird, direkt an die Spitze der Schwanzhaut anstößt, so daß hier also das obere und untere Bortenpolster nirgends unmittelbar aneinanderstoßen.

Bei dem ersten der operierten Tiere (Fig. 5) dagegen war der Schwanz durchaus nicht langgestreckt und am Ende zugespitzt, sondern fast genau wie bei dem *Bombinator igneus* der Fig. 1 eine recht kurze Platte mit halbkreisförmig abgerundetem Hinterende, in

Fig. 5.



welchem die obere und untere Borte des Schwanzes in voller Breitenausdehnung unmittelbar ineinander übergehen. Wird nun bei diesem Tier die Körperlänge zu 50 mm gesetzt, so ist der Gesamtschwanz 42 mm lang, also wesentlich kürzer als der Körper, der zugehört, und halb so lang wie ein unangegriffener (keimechter) Durchschnittsschwanz. Keimecht an ihm ist aber überhaupt nur die Basalpartie von 32 mm mit elf durchaus normalen Muskelsegmenten und vier eigentümlich verbildeten; darauf folgt dann ein Kernregenerat von 5 mm Länge und von sehr eigentümlicher Gestalt. Es sitzt dem Schwanzrest mit einem dauerfesten Einknickwinkel auf und weicht infolgedessen sein Hinterende stark nach der linken Körperseite hin von der Schwanzlängsachse ab. Das Regenerat selbst aber erscheint wie ein ganz verkümmerter Anhang am vorangehenden Kernabschnitt des Schwanzreststücks, denn es ist ohne richtige Muskulatur und durchscheinend; außerdem ist seine Spitze abgerundet und steckt ganz in den Schwanzborten, die mit einem 5 mm breiten Saum um die Spitze des Schwanzkernregenerats herumziehen; ganz im Gegensatz zum keimechten Schwanz (Fig. 4), dessen Kern, wie schon erwähnt, bis unmittelbar an die Schwanzhautspitze reicht.

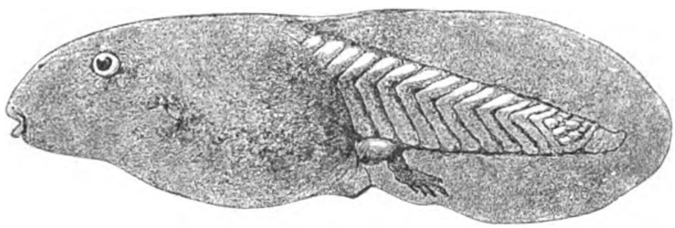
Die absoluten Maße dieses Tieres sind: Körperlänge 37,5 mm; Schwanz 32 mm; echter Schwanzkernabschnitt 24 mm; regenerirt 3 mm; dahinter Bortenbreite 4 mm.

Bei den schon früher erwähnten, nicht operierten Tieren waren folgende absolute Maße: Ex. 1: Körper 36 mm; Schwanz 56 mm; Ex. 2: Körper 31 mm; Schwanz 50 mm; Ex. 3: Körper 36 mm; Schwanz 57 mm.

Belegling 2 (Fig. 6):

Setzt man beim zweiten der operierten Tiere die Körperlänge zu 50 mm, so ist der Gesamtschwanz nur 45 mm lang, d. h. kürzer als der Körper, der zugehört, und etwas über halb so lang wie ein keimechter Schwanz. Echt ist an ihm ferner nur eine Basalpartie

Fig. 6.



von 35 mm, die links 11, rechts 12 vollentwickelte echte Muskelsegmente enthält, denen dann noch 4, stark verbildete, echte folgen. Darauf folgt ein Schwanzkernregenerat von 4 mm Länge und mit sehr eigentümlicher Gestalt: Es sitzt nämlich dem Schwanzreststück in einem Winkel an, der sein Hinterende nach links ablenkt. Das Regenerat ist ferner nicht nur auffällig schwach entwickelt und durchscheinend, sondern richtet auch seine Spitze im Bogen nach oben. Dabei wird der gesamte Schwanzkern des Tieres nicht nur oben und unten, sondern auch hinten von einem breiten Schwanzbortenabschnitt umfaßt, dessen Tiefe, von der Kernspitze an bis zum Schwanz-Endrand gemessen, 6 mm beträgt; und ist dabei der Schwanz am Ende kreisförmig abgerundet.

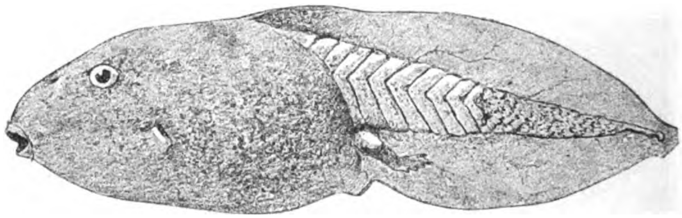
Die absoluten Maße dieses Tieres sind: Körperlänge 32 mm; Schwanz 29 mm; keimechter Schwanzkernabschnitt 22 mm; regenerierter 3 mm; dahinter Bortenbreite 4 mm.

Belegling 3 (Fig. 7).

Setzt man beim dritten der operierten Tiere die Körperlänge zu 50 mm, so ist der Schwanz insgesamt 49 mm lang, also noch etwas

kürzer als der zugehörige Körper und nur ein ganz wenig (8 mm) über die Hälfte länger als ein keimechter Schwanz. Echt ist an ihm eine Basalpartie von 26 mm, die 8 Stammmuskelsegmente enthält, darauf folgt ein Kernregenerat von 25 mm, das direkt an seiner Ursprungsstelle vom Stammgebilde abgeknickt ist und mit ihm einen Winkel bildet, der nach der linken Körperseite hin schaut. Außerdem ist an diesem Kernregenerat die Muskulatur ganz unregelmäßig, die Spitze hakenartig nach unten verbogen und vor diesem Haken liegt noch eine geringe Verkrümmung. Auch hier werden nicht nur die Schwanz-Ober- und Unterseite von Borte umzogen, sondern auch die Spitze und zwar in einer Breite von 3 mm. Die nachgewachsene Schwanzspitze selbst aber ähnelt infolge schwacher Streckung zwar

Fig. 7.



schon mehr einer echten als jene der zwei bisher beschriebenen Tiere, doch ist sie trotzdem noch deutlich abgestumpft.

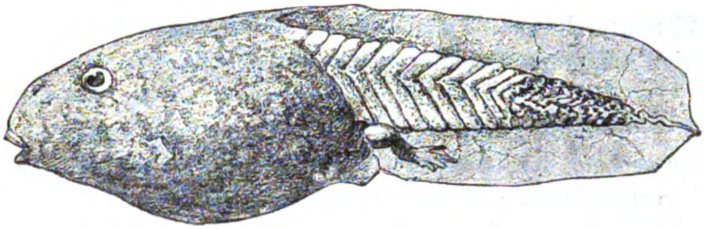
Die absoluten Maße des Tieres sind: Körperlänge 31,5 mm; Schwanz 31 mm; keimechter Schwanzkernabschnitt 12,5 mm; regenerierter 17 mm; dahinter Bortenbreite 2 mm.

Belegling 4 (Fig. 8).

Bei dem vierten der operierten Tiere ist der Gesamtschwanz genau so lang wie der zugehörige Körper, aber erst $^1/_3$ und noch durchaus nicht $^2/_3$ der gesamten Körperlänge. Wird die Körperlänge gleich 50 mm gesetzt, so ist die des Schwanzes auch 50 mm und Keimwert haben an ihm 26 mm mit $10^1/_2$ Muskelsegmenten. Dann folgt ein Regenerat von 23 mm, das mit seinem Hinterende bis zum Schlußsaum der Schwanzhaut des Tieres reicht und diese zu einer kleinen Spitze vorgetrieben hat. Es hat dabei aber folgende höchst charakteristische Gestalt: nur sein Vorderabschnitt von 16 mm ist dick und setzt unmittelbar den Stammabschnitt des Schwanzkerns fort, das Hinterende aber, von 7 mm, ist fadenförmig dünn, reicht bis zur Schwanzspitze, ist aber vorher zweimal energisch verbogen.

Die Schwanzborten umfassen hier also nicht mehr das Kernregenerat; die Form des Schwanzes aber ist im wesentlichen noch ein langgestrecktes Oval, d. h. noch fast ganz die Form eines Stutzschwanzes und würde es ganz sein, wenn nicht in der Mitte des abgerundeten Schwanzschlußrandes ziemlich unvermittelt ein kleines Spitzchen vorspränge, in welches die Chorda hineingeht. Die Muskulatur auf dem

Fig. 8.



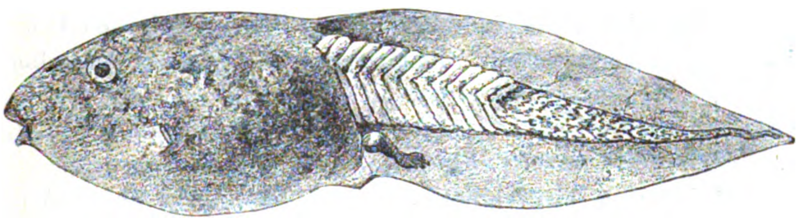
vorderen Teil des regenerierten Schwanzkerns ist unregelmäßig, das fadenförmige Hinterende desselben aber hat keine Muskulatur.

Die absoluten Maße sind: Körperlänge 34 mm; Schwanz 34 mm; keimechter Schwanzkernabschnitt 18 mm; regenerierter 16 mm, davon 11 stark, 5 schwach entwickelt; dahinter ist keine Borte mehr.

Belegling 5 (Fig. 9).

Bei dem fünften der operierten Tiere ist der Gesamtschwanz bereits länger als der zugehörige Körper, aber noch bedeutend kürzer als ein echter; wird nämlich die Körperlänge zu 50 mm gesetzt, so

Fig. 9.



mißt der Schwanz nur 61 mm. Keimecht sind ferner an ihm 20 mm mit $11^1/_2$ Muskelsegmenten, regeneriert 41 mm. Das Schwanzende selbst ist zugespitzt und die Skeletspitze reicht in ihm bis unmittelbar an die Hautspitze, wie bei keimechten Schwänzen. Dabei aber zeigt die äußerste Skeletspitze zwei aufeinander folgende Verbiegungskurven, was — wie auch in allen vorangehenden gleichen Fällen

— sehr wichtig ist, denn da bei der Amphibienschwanzregeneration vom Skelet zuerst die Spitze angelegt wird, bedeuten diese Verbiegungen, daß bei den Tieren, welche solche haben, die ersten Regeneralstadien des Schwanzkerns in nicht normaler Weise zur Entwicklung gelangten und die Verbiegungskurven selbst deuten darauf hin, daß diese Skeletspitzen von hinten her einen Druck erhielten, der sie wellenförmig zusammenschob.

Die absoluten Maße des vorliegenden Schwanzes sind: Körperlänge 27 mm; Schwanz 33 mm; echter Schwanzkernabschnitt 10,5 mm; regeneriert 22,5 mm; dahinter keine Borte mehr.

Belegling 6.

Das sechste der operierten Tiere steht, wie ohne Übertreibung gesagt werden kann, auf ganz derselben Entwicklungsstufe, wie das fünfte; nur gelang es ihm, einen etwas längeren Schwanz zur Nachentwicklung zu bringen; denn wird, wie bisher, bei ihm die Körperlänge zu 50 mm angenommen, so ist sein Schwanz 63 mm lang, also länger als der zugehörige Körper, aber noch viel weniger lang als selbst der kürzeste echte Schwanz. Echt sind dann an seinem Schwanzkern 19 mm mit 8 Muskelsegmenten, regeneriert 44 mm. Der Schwanz auch dieses Tieres ist ferner annähernd so zugespitzt wie ein echter und seine Skeletspitze reicht bis unmittelbar an die Hautspitze. Insofern aber weicht auch dieser Schwanz sehr wesentlich von einem echten ab, als bei ihm die äußerste Spitze ganz energisch verbogen ist und hier noch deutlicher als bei den vorigen Tieren zeigt der Charakter der Verbiegungskurven, daß die Skeletspitze durch Druck von hinten sehr energisch zusammengeschoben worden ist.

Die absoluten Maße sind: Körperlänge 34 mm; Schwanz 43 mm; echter Schwanzkernabschnitt 13 mm; regeneriert 30 mm; keine Borte dahinter.

Bombinator igneus (Fig. 1).

Daß bei dem hier vorliegenden und im Anfang dieser Arbeit bereits kurz besprochenen *Bombinator igneus* der Stutzschwanz in genau derselben Weise entstanden ist, wie bei den vorliegenden *Pelobates*-Larven, wird vom Gesamtbau dieses Schwanzes unwiderleglich bewiesen; die Hauptgründe aber sind folgende: Der Schwanz ist erstens sehr viel kürzer als ein unangegriffener, sein Kern hat zweitens nur 5 vollentwickelte keimechte Muskelsegmente nebst 2 nachfolgenden echten, von denen nur noch die obere Hälfte erhalten ist;

das winzig kleine Endstückchen des Schwanzkerns aber erweist sich drittens durch Bau und unregelmäßige Muskulatur als regeneriert. Es ist also von diesem Schwanz in seiner Jugend ein großes Endstück weggeschnitten worden, oder vielmehr: bei dem am Anfang dieser Arbeit schon erwähnten Einschneiden in den Schwanz zuerst von seinem Ursprungsende losgelöst worden, dann abgefallen und nur in Spuren nachgewachsen. Es ist ferner dieser Schwanzkernrest allseitig, also auch am Hinterende, von einer breiten Schwanzborte umgeben und viertens ist an diesem Schwanz noch sicher festzustellen, daß die an ihm vorhandene allseitige Bortenumhüllung des Schwanzkerns so entstand, daß hier zuerst 2, ursprünglich voneinander getrennte Bortenlappen den zurückgeschnittenen Schwanzkern überragten, später aber miteinander verwuchsen.

Es geschah dies nämlich, indem sich der obere Lappen stark nach unten senkte, worauf beide Lappen, die an ihrer Schnittfläche bereits je eine Regeneralzone angesetzt hatten, mit diesen Zonen aneinanderstießen und verwuchsen. Da nun zur Zeit der Abtötung des Tieres aber bei dem vorliegenden Schwanz jene regenerell entstandene Verwachszone der beiden Bortenlappen noch eine geringere Dicke hatte als die beiden Lappen selbst, so erscheint diese Verwachsungszone der Bortenlappen nunmehr am Objekt, wie in Fig. 1, als eine Längsgrube in der Schwanzborte, die vom Hinterende des Schwanzkerns aus schräg abwärts die Borte durchzieht. Das Objekt trägt also noch den sicheren Beweis dafür mit sich herum, daß sein, ohne experimentelle Absicht entstandener Stutzschwanz genau so entstanden ist, wie die, nach seinem Studium operativ hervorgerufenen und hier beschriebenen *Pelobates*-Larvenschwänze.

Als Detailcharaktere dieses Schwanzes kommen dann nachfolgende in Betracht:

Der Schwanz im ganzen ist relativ kürzer als selbst der des *Pelobates* Fig. 4 dieser Arbeit; das kommt gestaltlich einmal daher, weil bei diesem *Bombinator* von vornherein ein viel größeres Stück vom unangegriffenen Schwanzkern wegoperiert wurde, als selbst bei *Pelobates* Fig. 4; dann aber zweitens daher, weil die Bortenlappen, die hier nach der Operation den verstutzten Schwanzkern überragten, ungemein groß waren, sich daher in sehr breiter Ausdehnung aneinanderlegen und so den Schwanzkern am Regenerieren verhindern konnten.

Dieser Schwanz ist dann noch viel kürzer als der zugehörige Körper des Tieres und natürlich auch noch sehr viel kürzer als ein

keimechter *Bombinator*-Schwanz, denn wird die Körperlänge des Tieres gleich 50 mm gesetzt, so ist ein mittellanger, echter *Bombinator*-Schwanz 65 mm lang; der hier vorhandene aber mißt nur 35 mm. Echt sind dann ferner in seinem Kern nur 15 mm mit 5 vollständigen echten Muskelsegmenten und einem Paar, das nur in seinen oberen Teilen erhalten ist; die Bortenbreite des Schwanzes hinter dem Kern aber beträgt 15 mm. Der Schwanzkern ist dabei in seiner ganzen Länge verkrümmt und zwar mit der Ausbuchtung nach rechts schauend; das Schwanzende selbst ist tadellos abgerundet.

Die absoluten Maße des vorliegenden Tieres sind: Körper 17 mm; Schwanz 12 mm; am Schwanzkern sind echt 5,5 mm, regeneriert 1,5 mm; Saum dahinter 5,5 mm.

Die absoluten Maße keimechter Unken sind: 1) Körper 18, Schwanz 22 = 50 : 61; 2) 19,5 : 27 = 50 : 69; 3) 18 : 25 = 50 : 69; 4) 18 : 25,5 = 50 : 70. —

Entstehungsursachen und Arbeitsergebnisse.

Als morphologische Hauptresultate dieser Untersuchungen können folgende gelten: Bei keinem der Tiere kommt der mit Nachwuchs versehene Schwanz einem echten an Länge gleich; bei jenen Tieren ferner, bei welchen die Schwanzkernregeneration am unergiebigsten war, geht die nachgewachsene Kernspitze bei weitem nicht bis zum hinteren Schwanzhautsaum, sondern bleibt durch einen breiten Bortenpolsterabschnitt von ihm getrennt; die Schwanzspitze selbst aber ist breitflächig abgerundet. Bei den Tieren ferner mit mittellanger Schwanzkernregeneration reicht die Kernspitze bis dicht an den hinteren Schwanzhautsaum und ist die nachgewachsene Schwanzspitze dann zwar im ganzen schon mehr langgestreckt, aber hinten noch abgerundet; bei den operierten Tieren aber mit ergiebigster Schwanzkernregeneration stößt die nachgewachsene Kernspitze unmittelbar an den hinteren Schwanzhautsaum und ist bei diesen Tieren die nachgewachsene Schwanzspitze langgestreckt und wie eine unverletzt entwickelte zugespitzt. Bei allen vorliegenden Tieren aber ist die nachgewachsene Schwanzkernspitze in der Art verbogen, daß aus ihren Verbiegungskurven zu schließen ist, es habe hier auf das entstehende Schwanzkernregenerat von hinten her ein Druck so energisch eingewirkt, daß die Kern-Regeneratspitze dadurch entweder zusammengeschoben, oder unter Verbiegungen aus ihrer Urstellung zurückgedrängt wurde.

Es entsteht nun die Frage, wie sind diese Schwanzformen entstanden?

Schon im Beginn dieser Arbeit wurde angegeben, daß die Tiere in folgender Weise operiert worden sind: Bei Froschlarven, welche eben der Eihaut entschlüpft waren oder im Begriff standen, es zu tun und die dann durch Zerschneiden der Eihaut (mit dem Messer auf einem Objektträger) freigelegt waren, wurde in dem bereits vollangelegten Schwanz, der aber erst zweimal so lang als breit war, der Kern von hinten her eine Strecke weit mit dem Messer herausgeschnitten; es entstanden so Tiere, bei welchen der Schwanzkernrest von einem oberen und unteren Schwanzbortenlappen eine Strecke weit überragt wurde. Nun begannen diese Bortenlappen sich alsbald sehr kräftig gegeneinander hinzubiegen, indem sie dabei sogar — wie besonders Fig. 5 in ihren 4 letzten echten Muskelsegmenten zeigt — die Muskelsegmente, welche dicht an der Abschnittfläche lagen, sehr stark zusammendrückten und selbst gegen die Chorda hin umknickten. So dauerte es nicht lange, bis die Lappen in der Mittellinie des Schwanzes aneinanderstießen und nun daselbst miteinander derweise verwuchsen, daß sich zuerst nur ihre Hautränder aneinander legten und verwuchsen, worauf dann auch ihre Bortenpolster danach strebten, das gleiche zu tun. Gelang ihnen das nun, bevor der Kernrest des operierten Schwanzes ein Regenerat zwischen die Verwachszone der Bortenlappen schicken konnte, so behinderte der diesem Regenerat nunmehr vorliegende Bortenpolster-Abschnitt, der als hyalines Bindegewebe starke Elasticität besitzt und deshalb wie ein Puffer wirkt, das nachträgliche Vorwachsen des Kernregenerats aufs äußerste und kam dann das Regenerat entweder gar nicht zur Ausbildung oder bog sich sofort nach seinem Erscheinen am vorliegenden Bortenpolster krumm und konnte dann erst recht nicht weiter wachsen. Gelang es aber in andern Fällen dem Schwanzkernregenerat schon dann zwischen die beiden Bortenpolster zu kommen, wenn diese zwar noch nicht miteinander verwachsen, aber doch schon dicht aneinander gerückt waren, so erhielt es von oben und unten her sehr starke Wachstumshemmung durch Druck von diesen Bortenpolstern aus, welche sich nun entweder noch vor seiner Spitze vereinigten und ihm das Fortwachsen dadurch unmöglich machten, oder aber die beiden Bortenpolster mußten das Kernregenerat zwischen sich hindurchlassen, preßten es dann aber so fest zwischen sich ein, daß ihm jedes energische Binnenwachstum verwehrt und alsbald auch die Längenwachstumsenergie unterbunden wurde. Gelang es drittens aber

dem Schwanzkernregenerat zwischen die beiden Bortenpolster zu kommen, wenn diese noch ziemlich voneinander entfernt waren, so drang es schnell bis zum hinteren Schwanzhautsaum vor, und schob dann die erreichte Hautstelle nun sofort energisch vor sich her und zu einer richtigen Schwanzhautspitze aus; weil aber die Bortenpolster auch dann sehr stark von oben und unten auf das Kernregenerat drückten, wurde die nunmehr normal in die Länge wachsende Schwanzspitze niemals so lang, wie eine echte; anderseits aber wuchsen alsbald in diesen Schwänzen Regenerate der Bortenpolster in jene Hohlräume hinein, welche beim nunmehrigen Vortreiben der Schwanzspitze zwischen Kernregenerat und Hauthülle oben und unten entstanden, und versahen so die neuentstehende Schwanzspitze mit den notwendigen zwei Borten, streng nach dem in der vorangehenden Arbeit des Verfassers nachgewiesenen Satz, daß den Bortenpolstern der Amphibienschwänze die Befähigung zu selbständigem regenerellen Längenwachstum fehlt, daß sie aber benachbart entstehende Hohlräume regenerell ausfüllen; was im übrigen auch die richtigen Stutzschwänze dieser Arbeit beweisen. Wie denn diese Froschschwänze auch jene drei Sätze der vorangehenden Abhandlung bestätigen, die über die Hautregeneration handeln und folgendermaßen lauten:

Dem Schwanzhautregenerat fehlt jede Befähigung zu selbständigem Längenwachstum; es wird bei der Schwanzregeneration durch die hinter ihm liegende Skeletneubildung zur Verlängerung gezwungen, indem es durch deren Vorwachsen zuerst passiv ausgedehnt wird und die Verlängerung dann aktiv durch intercalares Wachsen dauerfest macht. — 2) Zugeinfluß erzeugt im Schwanzhautregenerat intercalares Längenwachstum. — 3) Wie bei den Eidechsen, werden auch bei den Molchen beim Längenwachstum eines Schwanzspitzenregenerats von der Oberhaut zuerst die Basalpartien angelegt, dann die den Basalpartien benachbarten Mittelzonen und zum Schluß erst die Endpartien. Genau so verhält sich das Unterhautbindegewebe des Schwanzregenerats beim Längenwachstum. Vom Skeletregenerat des Schwanzersatzstücks wird unter diesen Umständen dagegen zuerst die Endpartie angelegt, dann kommen nacheinander seine immer mehr kopfwärts liegenden Partien zur Entwicklung; die Basalpartie also zuletzt.

Das wichtigste Resultat dieser Untersuchungen ist aber doch der sichere Nachweis, daß ein Kampf der Gewebe im Regenerat möglich ist, bei welchem die Bortenpolster des Froschlarvenschwanzes — d. h. Unterhautbindegewebspartien eines Tieres — eine leitende Rolle spielen können.

Vererbungsstudien.

IV. Das Beherrschen des Hervortretens der mütterlichen Charaktere (Kombination von Parthenogenese und Befruchtung).

Von

Curt Herbst

(Heidelberg).

Mit Tafel XIV.

Eingegangen am 22. Juli 1906.

1.

Einleitung.

A. Ausgangspunkt der Untersuchung.

Gewisse Beobachtungen, welche ich im Frühjahr 1905 in stark alkalischem, künstlichen, kalkfreien Seewasser und beim Studium des Einflusses von Süßwasser auf die Eier machte, führten mich auf den Gedanken, daß die mütterlichen Charaktere vielleicht dann mehr oder sogar ausschließlich hervortreten, wenn Eier befruchtet werden, die bereits einen ganz geringfügigen Ansatz zur Entwicklung von selbst gemacht haben. Ich habe damals bereits eine Reihe von Versuchen gemacht, welche diesen Gedanken auf ihre Richtigkeit hin prüfen sollten, kam aber noch zu keinem entscheidenden Resultat, so daß ich die Weiterverfolgung des vielleicht aussichtsreichen Weges auf das Frühjahr 1906 verschieben mußte.

B. Die Methode.

Schon am Ende meiner vorjährigen Studien hatte ich mir vorgenommen, den Eiern einen geringfügigen Anstoß zur Entwicklung durch ein Mittel zu geben, welches die Hervorrufung künstlicher Dottermembranen bewirkt und auch mitunter Kernveränderungen am

unbefruchteten Ei hervorrufen kann, wie ich aus eigner Erfahrung[1] wußte. Meine eignen Mittel zur Erzielung geringfügiger Entwicklungsanfänge an unbefruchteten Eiern habe ich allerdings bis jetzt fast nie benutzt, sondern ich habe mich fast ausschließlich an Methoden gehalten, welche J. Loeb[2] in neuester Zeit zur Hervorrufung künstlicher Dottermembranen verwendet hat. Es sind dies Fettsäuren. Er verfuhr dabei so, daß er unbefruchtete Eier von *Strongylocentrotus purpuratus* auf $^1/_2$—$1^1/_2$ Minuten in 50 ccm Seewasser brachte, denen 3 ccm einer $^1/_{10}$-normalen Lösung von Ameisen-, Essig-, Propion-, Butter-, Valerian- oder Capronsäure zugesetzt worden waren. Kamen die Eier zur richtigen Zeit aus der Säurelösung in normales Seewasser zurück, so bildeten dieselben typische Dottermembranen, welche ihnen ganz das Aussehen befruchteter Eier verliehen. Wird mit solchen Eiern keine weitere Procedur vorgenommen, so stellen sich zwar nach 1—2 Stunden Veränderungen am Kernapparat ein, aber zu einer Teilung des Eies sah es Loeb gewöhnlich nicht kommen. Die Eier begannen vielmehr nach einigen Stunden Plasmakugeln abzuschnüren und allmählich vollständig zu desintegrieren.

Diese Angaben Loebs kamen mir sehr gelegen, denn ich wollte den unbefruchteten Eiern vor der Besamung gar keinen größeren Anstoß zur Parthenogenese geben, da das Spermatozoon das übrige ergänzen sollte. Mein Plan war nämlich, an unbefruchteten *Sphaerechinus*-Eiern zuerst mittels einer Fettsäure künstliche Dottermembranen hervorzurufen, die Membranen nach ihrer Bildung wieder durch Schütteln der Eier zu entfernen und schließlich, nachdem die Veränderungen am Kernapparat eingesetzt hatten, die Besamung vorzunehmen. Gleich bei meinen ersten Versuchen stellte es sich aber heraus, daß die Erzielung von Dottermembranen an unbefruchteten *Sphaerechinus*-Eiern mittels der Loebchen Methode eine sehr heikle Sache ist, da es in sehr hohem Grade auf den Zeitpunkt ankommt, in welchem die Eier aus dem Säure-Seewasser in normales zurückgebracht werden. Infolgedessen ist mir die Hervorrufung künstlicher Dotterhäute gewöhnlich mißglückt und bei allen Eiern einer Kultur ist sie mir überhaupt nie gelungen. Das war aber kein Nachteil, sondern ein großer Vorteil für mich, denn die Kernveränderungen traten auch an den Eiern ein, welche keine Dottermembran abgehoben hatten, und man konnte

[1] Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. 16. 1904. S. 445.

[2] Univ. California Publ. Vol. II. p. 83, 89 u. 113. 1905. Vgl. J. Loeb, Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906. S. 243.

dieselben infolgedessen befruchten, ohne die Eihaut erst durch Schütteln der Eier entfernen zu müssen. Auch der helle Plasmasaum, welcher sich an der Oberfläche der Eier nach Abhebung der Dottermembran entwickelt, und welchen ich »Verbindungsmembran« genannt habe, kann an den mit einer Fettsäure behandelten Eiern sichtbar werden, auch wenn es nicht zur Abhebung der Eihaut gekommen ist. Einen zweiten, unerwarteten Vorteil bot die Vorbehandlung der unbefruchteten Eier mit einer Fettsäure dadurch, daß die Befruchtungsmöglichkeit durch fremdes Sperma ganz bedeutend erhöht wurde. In den gelungensten Kulturen entwickelten sich nach der Besamung alle oder fast alle Eier, was ich bei unbehandelten Eiern niemals beobachtet habe. Allerdings arbeitet diesem letzteren Vorteil wieder ein großer Nachteil entgegen, insofern sich viele der befruchteten Eier abnorm entwickeln, was sich schon bei Beginn der Furchung kund gibt und sich später in der Bildung von mehreren kleinen Larven aus einem Ei oder in dem Absterben und Ausschalten eines Teiles des Furchungszellenmaterials äußert. An den auftretenden Abnormitäten ist offenbar Doppel- oder Mehrfachbefruchtung schuld, die wieder durch die Vorbehandlung der Eier mit einer Fettsäure veranlaßt worden ist. Es treten wenigstens abnorme Furchungsstadien und Blastulae schon in Kulturen auf, deren Eier noch gar keine inneren Veränderungen vor der Befruchtung zeigten. Komplikationen, welche dadurch hervorgerufen werden, daß der Kernapparat des Eies vor der Besamung bereits Schritte zur Teilung getan hat, können natürlich auch noch dazu kommen, sind aber sicher nicht die einzige Quelle des häufigen Vorkommens von abnormen Larven in den Kulturen.

Ich benutzte von den Fettsäuren Essigsäure, Buttersäure oder Valeriansäure in $^1/_{10}$ normalen Lösungen, von denen 3 ccm zu 50 ccm Seewasser gefügt wurden. Die Eier blieben in dem angesäuerten Seewasser 2—8, bei der Mehrzahl der Versuche 5 oder 8 Minuten. Dann kamen sie entweder gleich in gewöhnliches sterilisiertes Seewasser zurück oder sie wurden vorher erst ein- oder zweimal mit Seewasser gewaschen, das einen Zusatz von $1^1/_2$ ccm $^1/_{10}$ n NaOH zu 100 ccm enthielt. Das Überführen aus dem angesäuerten Seewasser in alkalisches oder gewöhnliches geschah so, daß so viel des ersteren als dies ohne größeren Verlust von Eiern möglich war, aus dem Gefäß abgegossen und durch ungesäuertes Seewasser ersetzt wurde. Dies wurde so oft wiederholt, bis man annehmen konnte, daß keine Säurespuren mehr in dem Wasser waren. War zu Anfang alkalisch gemachtes Seewasser zum Waschen verwendet worden, so brauchte

letzteres natürlich nicht so oft wiederholt zu werden als bei sofortigem Waschen mit gewöhnlichem Meerwasser.

Das Schicksal der behandelten Eier wurde dann unter dem Mikroskop weiter verfolgt. Nach 2—3 Stunden war gewöhnlich der anfänglich kleine, scharf umschriebene Kern größer und undeutlich geworden und an dem Vorhandensein eines großen hellen Hofes in den Eiern zu sehen, daß letztere die ersten Schritte zur Teilung eingeleitet hatten. Die Zeit, welche bis zum Inerscheinungtreten deutlicher Anzeichen einer inneren Aktivität der Eier verstreicht, hängt von der individuellen Beschaffenheit des verwendeten Materials ab. Dasselbe ist mit der Zahl der Eier der Fall, an denen sich die Kernveränderungen bemerkbar machen. Es sind zwar die Fälle nicht selten, wo fast alle Eier die eingetretenen Veränderungen erkennen lassen, aber es kommen auch solche vor, wo dieselben nur an einem kleinen Teile der Eier wahrzunehmen sind.

Die Befruchtung der Eier wurde gewöhnlich vorgenommen, wenn der Kern deutliche Veränderungen erkennen ließ, doch wurden zum Vergleich natürlich auch Befruchtungen vorher ausgeführt und mitunter mit der Besamung auch noch länger als 2—3 Stunden nach erfolgter Behandlung der Eier gewartet.

Selbstverständlich wurde stets ein Teil der behandelten Eier als unbefruchtete parthenogenetische Kontrolle aufgehoben und stets auf das Genaueste auf das Vorhandensein von Larven durchsucht. In einigen Fällen fiel diese Durchmusterung völlig negativ aus, gewöhnlich findet sich aber doch eine schwankende Anzahl parthenogenetischer Larven vor, die aber stets hinter der großen Zahl der Larven in den befruchteten Kulturen ganz gewaltig zurücktritt. Mit dem Aussuchen der parthenogenetischen Larven wartet man am besten bis zum zweiten Tage nach erfolgter Behandlung der Eier. Während nämlich die parthenogenetischen Larven am ersten Tage sich noch am Boden befinden und eventuell sogar erst vorgeschrittene Furchungsstadien repräsentieren, schwimmen sie am zweiten frei im Gefäße umher und lassen sich so leicht isolieren. Daß zu jeder parthenogenetischen Kontrolle behandelter Eier eine zweite unbefruchtete Kontrolle unbehandelter Eier vorhanden war, bedarf eigentlich ebensowenig der Erwähnung wie der Hinweis, daß alle andern Vorsichtsmaßregeln zum Ausschluß der Befruchtung durch Samen derselben Species befolgt wurden.

2.

Der erste entscheidende Versuch.

A. Schilderung des Schicksals der Versuchskulturen.

Mein erster entscheidender Versuch, welcher mit der Kombination $\frac{\textit{Strongylocentrotus} ♂}{\textit{Sphaerechinus} ♀}$ angestellt wurde, datiert vom 22./3. 06. Er setzt sich aus folgenden einzelnen Kulturen zusammen:

a) unbehandelte Eier, von denen 2.45 p. m. eine Portion befruchtet wurde, die mit a_1 bezeichnet werden soll. In a_1 sind also die gewöhnlichen Bastarde der Kombination $\frac{\textit{Str.} ♂}{\textit{Sph.} ♀}$ vorhanden und a dient als Kontrolle für die Reinheit der ganzen Versuchsserie.

b) 10.4—10.12 a. m. wurde eine andre Portion derselben Eier in ein Gemisch von 50 ccm Seewasser + 3 ccm $^1/_{10}\,n$ Essigsäure gebracht. Nach Abgießen des angesäuerten Wassers wurden die Eier zunächst mit Seewasser, dem $1^1/_2$ ccm $^1/_{10}\,n$ NaOH zu 100 ccm zugesetzt worden waren, und darauf mit gewöhnlichem sterilisiertem Seewasser gewaschen. Von den so behandelten Eiern blieb eine Portion unbefruchtet, während zwei andre besamt wurden, und zwar die erste, welche mit b_1 bezeichnet werden möge, 12.37 p. m. Zu dieser Zeit hatte der Kern bereits Umänderungen, die auf Teilung hinzielten, erfahren, er war undeutlich geworden, und es war ein großer heller Hof in den Eiern sichtbar. Die zweite Portion (b_2) wurde erst 3.5 p. m. besamt, zu einer Zeit, wo die meisten Eier bereits Plasmakugeln abgeschnürt hatten, die wohl nie als wirkliche Furchungskugeln zu betrachten waren. Ein Schütteln der Eier vor der Befruchtung war nicht notwendig, da dieselben trotz der Behandlung mit Essigsäure keine Dottermembran abgehoben hatten. Nur der helle periphere Plasmasaum war bereits an der Oberfläche der unbefruchteten, mit Essigsäure behandelten Eier zu sehen. Auch nach der Besamung wurde übrigens keine Dotterhaut von der Oberfläche der Eier abgehoben. Die Furchung verlief in den befruchteten Kulturen ganz unregelmäßig, ebenso unregelmäßig wie bei parthenogenetischer Entwicklung der Eier.

c) 10.38—10.43 a. m. wurde eine zweite Portion des Eimaterials in 50 ccm Seewasser + 3 ccm $^1/_{10}\,n$ Essigsäure gebracht. Auch hier wurde von den unbefruchteten Eiern keine Dotterhaut abgehoben, als sie zuerst mit alkalischem und dann mit gewöhnlichem sterilisierten Seewasser gewaschen wurden. 2.30 p. m. wurde ein Teil

der Eier befruchtet, wobei wieder keine Dottermembran abgehoben wurde. Der Kern der Eier befand sich im Momente der Befruchtung auf verschiedenen Stadien der Aktivität. Bei dem einen Teil war der charakteristische helle Hof mit verschwommenem Kern wahrzunehmen, während bei dem andern Teil der Kern noch deutlich, aber meist größer als normal war. Die befruchtete Portion von Serie c soll c_1 heißen.

Noch kürzere Zeit als in Kultur c wurden die Eier in d der Wirkung der Essigsäure ausgesetzt, nämlich nur von 11.26—11.28 a. m. Auch hier wurden die Eier nach dem Aufenthalt in dem angesäuerten Wasser zunächst mit alkalischem Seewasser gewaschen, in welchem im Gegensatz zu den vorhergehenden Versuchen etwa 10% der unbefruchteten Eier Dottermembranen abhoben, welche 11.39 durch Schütteln zu entfernen versucht wurden. Die Befruchtung eines Teiles der Eier fand 2.35 p. m. statt, zu welcher Zeit der Kern bei der Mehrzahl verschwommen und sonst größer als normal geworden war.

Als am 23./3. vormittags die Kulturen durchmustert wurden, stellte es sich heraus, daß von den unbefruchtet gebliebenen Zuchten a, b, c und d nur b einige wenige parthenogenetische Larven enthielt und zwar nicht mehr als 6, daß alle andern Eier aber in b, c und d zerfallen waren. Im schärfsten Gegensatz hierzu standen die befruchteten Kulturen b_1, b_2, c_1, und d_1. In b_1 hatten sich nämlich ungefähr alle Eier entwickelt, so daß es an der Oberfläche des Wassers an der Gefäßwand von freischwimmenden Blastulis wimmelte. Neben diesen gesunden Larven waren am Boden viele mehr oder weniger krüppelige und solche vorhanden, welche nur aus einem Teil des Furchungszellenmaterials hervorgegangen waren, während der andre Teil oder die andern Teile des Zellenhaufens entweder zerfallen waren oder ebenfalls kleinen Blastulis den Ursprung gegeben hatten. Den sechs Larven in der parthenogenetischen Kultur standen also Tausende in der befruchteten gegenüber, so daß sich daraus der sichere Schluß ergibt, daß die Larven der letzteren höchstens bis auf einige wenige aus Eiern hervorgegangen sind, in die Spermatozoen eingedrungen waren. Zur Abschneidung eines jeden Einwandes sei noch erwähnt, daß die unbefruchtete Kontrolle nicht etwa eine geringere Anzahl von Eiern enthielt als b_1.

In b_2 hatten sich auch ungefähr alle Eier entwickelt, aber es überwogen die krüppeligen Keime, woraus sich ergibt, daß man nach

der Behandlung der unbefruchteten Eier mit essigsäurehaltigem Seewasser nicht allzu lange mit der Befruchtung warten darf, falls man normale Blastulae erhalten will. Es sind sonst die inneren Veränderungen in den Eiern so weit vorgeschritten, daß die eingedrungenen Spermatozoen zwar noch den Zerfall der Keime aufhalten, aber nicht die Entstehung normaler Larven bewirken können. Ob daran ein noch häufigeres Eintreten von Doppel- und Mehrfachbefruchtung oder die bereits zu weit gediehene Kernteilung oder endlich eine Veränderung des Plasmaleibes der Eier die Schuld trägt, soll hier nicht weiter untersucht werden.

Auch in der befruchteten Kultur c_1 waren viele freischwimmende Larven vorhanden, die alle aus befruchteten Eiern hervorgegangen sein mußten, da in der unbefruchteten Kontrolle nach genauem Durchsuchen keine parthenogenetischen Larven gefunden worden waren, wie bereits oben berichtet wurde.

Zu der Serie d waren nur verhältnismäßig wenige Eier verwendet worden, doch konnten immerhin einige freischwimmende Blastulae aus der befruchteten Kultur herausgefangen werden, während, wie gesagt, in der unbefruchteten alle Keime zerfallen waren.

Als Endresultat der ganzen Versuchsserie ergab sich am 29./3. nachmittags folgendes:

In a_1 fanden sich gewöhnliche Bastarde vor, welche in der äußeren Form und auch am Skelet den männlichen Vererbungsanteil sehr deutlich zu erkennen gaben.

Ganz anders war dagegen das Bild, das sich dem Auge in der Kultur b_1 darbot. Da traten die männlichen Charaktere viel mehr zurück und die mütterlichen sehr viel mehr, ja z. T. außerordentlich stark hervor, was sich namentlich an der Häufigkeit schöner Gitterstäbe in den Analfortsätzen kund gab, die mitunter sogar richtige dreikantige *Sphaerechinus*-Gitterstäbe waren. Trotzdem konnte man den Larven doch noch den Bastardursprung ansehen, da reine *Sphaerechinus*-Plutei unter ihnen nicht zu finden waren. Dadurch daß wir den Eiern vor der Befruchtung durch die Behandlung mit einer schwachen Essigsäurelösung in Seewasser einen geringfügigen Anstoß zur Parthenogenese gegeben hatten, war es also zu einem bedeutend stärkeren Hervortreten der mütterlichen Eigenschaften gekommen. Von den sechs parthenogenetischen Larven, welche wir am 23. aus der unbefruchteten Kontrolle zu b_1 herausgefischt hatten, war nur ein Paar zu ganz oder

nahezu ausgebildeten *Sphaerechinus*-Pluteis geworden, während die andern mehr oder weniger weit in der Entwicklung zurückgeblieben und abnorm waren. Da in der befruchteten Kultur b_1 kein einziger reiner *Sphaerechinus*-Pluteus, dagegen Hunderte von gesunden Larven vorhanden waren, welche zwar sehr zur Mutter hinneigten, aber trotzdem noch ihren gemischten Ursprung zur Schau trugen, so dürfte in b_1 vielleicht überhaupt keine gesunde Larve vorhanden gewesen sein, welche nicht aus einem befruchteten Ei hervorgegangen wäre. Sollten wir uns aber hierin täuschen, so würden die sehr wenigen parthenogenetischen Larven, welche etwa unter den amphigenetischen darunter waren, der großen Menge der letzteren gegenüber gar nicht ins Gewicht fallen. Und auch diese Hauptmacht der Larven ließ die mütterlichen Charaktere auffallend stark hervortreten.

War bereits in b_1 ein großer Teil der Larven in der Entwicklung mehr oder weniger weit zurückgeblieben und mehr oder weniger krüppelig geworden, so daß die gesunden Larven nicht mehr nach Tausenden, wie die ursprüngliche Blastulazahl, zählten, so war die Anzahl der krüppeligen Larven in b_2 noch gesteigert. Ich konnte nämlich in dieser Kultur überhaupt nur einen gesunden Pluteus auffinden, der die *Strongylocentrotus*-Eigenschaften in hohem Maße hervortreten ließ im Gegensatz zu seinen Geschwistern in b_1, welche hochgradig nach der Mutter hin geschlagen waren. Das Schicksal der Kultur b_2 erklärt sich, wie wir bereits oben ausführten, aus der zu weit gehenden Veränderung der Eier vor der Befruchtung, welche die Entwicklung der Keime zu normalen Larven nicht gestattete. Nur solche Eier, welche sich nicht verändert hatten, konnten gesunde Larven liefern, und wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir den Pluteus, der stark nach *Strongylocentrotus* hinneigte, auf ein solches Ei zurückführen. Unter diesen Umständen scheidet die Kultur b_2 als wertlos aus den weiteren Erörterungen aus.

Noch größer als zwischen a_1 und b_1 war der Unterschied zwischen der gewöhnlichen Bastardkultur und c_1, denn es kamen in letzterer nicht nur Plutei mit schönen Gitterstäben, wie sie sich in b_1, aber nicht in a_1 fanden, vor, sondern es wurden darin sogar reine *Sphaerechinus*-Plutei gefunden. Da in der unbefruchteten Kontrolle zu c_1 keine parthenogenetischen Larven aufgefunden wurden, so ist sicher, daß nicht nur jene Plutei, welche die mütterlichen Eigenschaften mehr als jene in a_1 hervortreten ließen, sondern auch die reinen *Sphaerechinus*-Larven aus befruchteten Eiern hervorgegangen sein mußten. Es ist

uns also nicht nur gelungen, durch einen geringfügigen Anstoß zur Parthenogenese und nachfolgender Befruchtung die Vererbungsrichtung weit mehr nach der mütterlichen Seite hin zu verschieben, sondern sogar Larven von rein mütterlichem Habitus aus der Bastardbefruchtung hervorgehen zu lassen. Woran liegt es aber, daß wir nicht auch in b_1 reine *Sphaerechinus*-Plutei erhalten haben? Blättern wir im Versuchsprotokolle zurück, so lesen wir vorn S. 477, daß die Eier in b_1 bei der Befruchtung keinen scharf umschriebenen Kern, sondern einen großen hellen Hof erblicken ließen, während in c_1 nur ein Teil der Eier diese Eigenschaft aufwies, der andre dagegen einen deutlichen Kern von meist bedeutenderer als normaler Größe besaß. Liegt da nicht der Schluß nahe, daß die rein mütterlichen Larven aus den Eiern mit größerem als normalem Kern hervorgegangen sind, denn im Vorhandensein oder Fehlen dieser bestand der einzige wahrnehmbare Unterschied im Eimaterial von c_1 und b_1?

In Kultur d_1 endlich waren trotz der geringen Zahl von Larven auch einige gesündere Plutei mit typischen Gitterstäben vorhanden, wie solche in b_1 und c_1 zu sehen waren. Da auch hier in der unbefruchtet gebliebenen Kontrolle keine parthenogenetischen Larven aufgefunden worden waren, so ist sicher, daß die Plutei mit Gitterstäben in den Analarmen aus befruchteten Eiern hervorgegangen waren. Auch diese Kultur beweist also die Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite, wenn die Eier vor der Befruchtung einen geringfügigen Anstoß zur Parthenogenese erhalten haben.

B. Statistische Belege für das Verschieben der Vererbungsrichtung.

Um noch exaktere Beweise für die Richtigkeit unsrer Entdeckung zu geben, als die einfache Beschreibung des Schicksals der Versuchskulturen bieten kann, habe ich aus den drei Zuchten a_1, b_1 und c_1 je 50 Plutei ganz genau untersucht und aus den Befunden an ihnen folgende vier Tabellen zusammengestellt, die sich auf die verschiedenen Merkmale der Plutei beziehen.

Die I. Tabelle spricht außerordentlich deutlich, so daß ich mir ein längeres Reden darüber ersparen kann und nur auf einige Punkte aufmerksam machen will.

Zunächst sei darauf hingewiesen, daß der schon so bedeutende Unterschied in bezug auf die Zahl der Plutei und Fortsätze mit

I. Die Beschaffenheit der Analarmstützen.

Bezeichnung der Kultur. Behandlung und Dauer der Behandlung der Eier vor der Befruchtung	Stadium, auf dem d. Befruchtung vorgenommen wurde, und Zeit der Befruchtung	Zahl der untersuchten Plutei	Zahl der Plutei mit Gitterbildung an den Analarmstützen	Zahl der Fortsätze mit Gitterbildung an den Analarmstützen	Zahl der streckenweise dreikantigen Gitterstäbe	Zahl der vollständig dreikantig. *Sphaer.*-Gitterstäbe	Größte Zahl der Querverbindungen	Zahl der Gitterstäbe m. 10 oder mehr Querverbind.	Zahl der ganz od. nahezu typisch. *Sphaer.*-Plutei
a_1 unbehandelt, 22./3. 10 a. m. 06 dem Weibchen entnommen	unverändert, 22./3. 06 2.45 p. m. befruchtet	50	29	38	0	0	11	2	0
b_1 10.4—10.12 a. m. in 50 ccm Seewasser + 3 ccm $^1/_{10}$ n Essigsäure	Kern undeutlich, großer heller Hof, 12.37 p. m. befruchtet	50	45	82	9	9	20	11	0
c_1 10.38—10.43 a.m. in 50 ccm Seewasser + 3 ccm $^1/_{10}$ n Essigsäure	Kern nur bei einem Teil d. Eier undeutl., sonst scharf umschrieben, aber meist größer als normal, 2.30 p.m. befrucht.	50	48 (bei den beiden Ausnahmen Stäbe ganz kurz)	90 (von den 10 Ausnahmen alle bis auf zwei ganz kurz)	9	33	20	29	8

Gitterbildung an den Analarmstützen noch gewaltiger geworden wäre, wenn die Fortsätze der Plutei in b_1 und c_1 alle eben so lang, wie diejenigen der Larven in a_1 gewesen wären. Das aber war nicht der Fall, da die Eier durch die Behandlung mit Essigsäure doch mehr oder weniger geschädigt worden waren und infolgedessen häufig Plutei mit recht kurzen Fortsätzen produzierten. Wenn so kurze Armstützen keine Querverbindungen aufweisen, so ist das noch kein Beweis, daß die Armstützen auch frei von Gitterbildung geblieben wären, wenn sie eine größere Länge erreicht hätten. Auf diese Weise hätte namentlich der Unterschied zwischen a_1 und c_1 noch größer werden können, wie bereits in der Tabelle durch die Zusätze in Klammern angedeutet worden ist. Bei größerer Durchschnittslänge der Fortsätze in b_1 und c_1 hätten sich auch die Werte für die größte Zahl der Querverbindungen und für die Zahl der Gitterstäbe mit mehr

als 10 Verbindungen in b_1 und c_1 noch mehr erhöht und damit den Abstand von a_1 noch größer gemacht, als er ohnehin schon ist.

Sodann sei darauf aufmerksam gemacht, daß unter den Fortsätzen mit Gitterbildung in a_1 auch nicht einer vorhanden war, der auch nur streckenweise typisch dreikantig wie die gewöhnlichen *Sphaerechinus*-Gitterstäbe gewesen wäre, während wir in b_1, wenn wir beide Rubriken zusammenfassen, 18 und in c_1 sogar 42 unter 100 zählen konnten. Das ist eine ganz gewaltige Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite hin, welche den großen Unterschied zwischen den Versuchen der zweiten Vererbungsstudie und denen dieser neuen Serie klar hervortreten läßt. Dort konnten wir nämlich zwar durch Erhöhung der Temperatur die durchschnittliche Zahl der Querbrücken zwischen den Analarmstäben erhöhen, aber es war uns versagt, durch dieses Mittel die Entstehung typisch dreikantiger *Sphaerechinus*-Gitterstäbe hervorzurufen, was uns jetzt mit unsrer neuen Methode ganz leicht fällt.

Endlich beachte man den Unterschied, welcher zwischen den beiden Kulturen mit Vorbehandlung der Eier besteht und welcher sich namentlich in den Rubriken: »Zahl der vollständig dreikantigen *Sphaerechinus*-Gitterstäbe, Zahl der Gitterstäbe mit 10 oder mehr Querverbindungen und Zahl der ganz oder nahezu typischen *Sphaerechinus*-Plutei« deutlich zu erkennen gibt. Es scheint daraus hervorzugehen, daß die Vererbungsrichtung noch mehr nach der mütterlichen Seite hin verschoben wird, wenn der Eikern vor der Befruchtung zwar größer geworden ist, aber seine scharfe Umgrenzung bewahrt hat, als später, wo er undeutlich geworden und im Innern der Eier ein großer heller Hof zu sehen ist.

II. Die Zahl der Wurzeln der Analarmstützen.

Bezeichnung der Kultur	Analarmstützen mit 1 Wurzel unter 100	Einwurzelige Analarmstützen ohne Gabel- und Seitenäste und ohne Gitterbildung	Analarmstützen mit 2 Wurzeln unter 100	Analarmstützen mit 3 Wurzeln unter 100	Analarmstützen mit 4 Wurzeln unter 100	Analarmstützen mit 5 Wurzeln unter 100
a_1	46	38	51	3	0	0
b_1	12	5	41	40	7	0
c_1	10	1	25	56	6	1

Ein zweites Charakteristikum der *Sphaerechinus*-Plutei ist bekanntlich die Zahl der Wurzeln der Analarmstützen, welche unter normalen Verhältnissen gewöhnlich drei beträgt. Die zweite Tabelle zeigt uns nun

auf das deutlichste, wie groß die Verschiebung nach der mütterlichen Seite in dieser Hinsicht ist, wenn die Eier vor der Befruchtung einen geringfügigen Antoß zur Parthenogenese bekommen haben. Ich habe bei Abfassung der Tabelle mich an dieselbe Definition der »Wurzel« gehalten, welche mir schon in der zweiten Vererbungsstudie[1]) als Richtschnur diente. Ich verstand dort unter einer Wurzel der Analarmstützen »einen jeden Auswuchs des horizontalen Teiles der Oralstäbe, der analen Querstäbe, der analen Scheitelstäbe oder des Knotenpunktes dieser drei, dessen Wachstumsrichtung in den analen Fortsatz der betreffenden Seite hineinführt«. Überblicken wir die Zahlen der Tabelle, so sehen wir, daß in der gewöhnlichen Bastardkultur 46 Fortsätze unter 100 zu finden waren, die nur eine Wurzel aufwiesen, und daß von diesen 46 nicht weniger als 38 ungegabelt und ohne jeden Ansatz von Gitterbildung, also gewöhnliche *Strongylocentrotus*-Stäbe waren. In b_1 ist dagegen die Zahl der letzteren auf 5 und in c_1 sogar auf 1 reduziert worden, wobei noch zu beachten ist, daß ich im letzteren Falle hinter die 1 in meinem Protokolle die Bemerkung »kurz« eingetragen hatte. Auch hinter zwei einwurzeligen Fortsätzen der Kultur b_1 findet sich diese Bemerkung vor, welche im vorliegenden Falle sagen will, daß die betreffenden Fortsätze vielleicht mehrwurzelig geworden wären, wenn die Larven sich zu gesünderen Pluteis entwickelt und ein kräftigeres Skelet angelegt hätten. Im Gegensatz zu der großen Reduction der Zahl der einwurzeligen steht in b_1 und c_1 die bedeutende Vermehrung der dreiwurzeligen Stäbe, welche wiederum in jener Kultur am weitesten getrieben ist, deren Eimaterial bei der Befruchtung z. T. scharf umschriebene, aber größere Kerne als in der Norm aufwies.

Vergleichen wir unsre zweite Tabelle mit der sechsten unsrer Vererbungsstudie[2]) über den Einfluß erhöhter Temperatur auf die Ausbildung des Bastardskelets, so ergibt sich, daß die Vermehrung der Zahl der Wurzeln im jetzt vorliegenden Falle noch weit ausgesprochener ist als bei den Wärmeexperimenten, bei welchen es sich übrigens nur um eine scheinbare Verschiebung der Vererbungsrichtung handelte, während hier eine tatsächliche vorliegt.

Wenden wir uns jetzt der Betrachtung der dritten Tabelle zu, welche das Vorkommen der oralen Scheitelbalken in den drei Kulturen registriert, so finden wir auch hier eine bedeutende Verschiebung

---

[1]) Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 21. 1906. S. 199.

[2]) Ibidem S. 203.

III. Das Vorkommen der oralen Scheitelbalken.

Bezeichnung der Kultur	Zahl der Plutei unter 50 Stück mit oralen Scheitelbalken od. Ansätzen[1]) dazu	Zahl der Plutei mit einseitiger Anlage	Zahl der Plutei mit beiderseitiger Anlage	Zahl der stummelförmigen oralen Scheitelbalken	Zahl der langen, aber nicht bis zum Scheitel reichenden oralen Scheitelbalken	Zahl der bis zum Scheitel reichenden oralen Scheitelbalken	Zahl der typisch gegabelten oralen *Sphaerech.*-Scheitelbalken
a_1	14	11	3	14	3	0	0
b_1	23	20	3	21	5	0	0
c_1	36	12	24	24	20	16	9

nach der mütterlichen Seite, und diese Verschiebung ist auch hier in Kultur c_1 noch weit ausgesprochener als in b_1. Das spricht sich in fast allen Rubriken aus. Bis zum Scheitel reichende orale Scheitelbalken und solche, welche in typischer *Sphaerechinus*-Art gegabelt sind, kommen sogar überhaupt nur in c_1 vor. Im Gegensatz zu unseren früheren Wärmeexperimenten, bei denen sich keine gesetzmäßige Beziehung zwischen erhöhter Temperatur während der Entwicklung und dem Auftreten der oralen Scheitelbalken ergab, ist es uns also jetzt gelungen, das Hervortreten auch dieses *Sphaerechinus*-Merkmales in hohem Grade zu beeinflussen.

IV. Die Beschaffenheit der analen Scheitelbalken.

Bezeichnung der Kultur	Zahl der Plutei unter 50 mit typischen analen *Sphaerechinus*-Scheitelbalken
a_1	0
b_1	0
c_1	12

Ich habe bei Herstellung dieser vierten Tabelle nur auf das Vorkommen typischer, in regelrechter Weise gegabelter, analer *Sphaerechinus*-Scheitelbalken geachtet. Wie man sieht, sind solche nur in derjenigen Kultur zu finden, welche auch in den vorhergehenden Tabellen am meisten nach der mütterlichen Seite hinneigte, in c_1.

In der fünften Tabelle haben wir schließlich Beweise für die Reduction der Länge der Scheitelbalken und für die Veränderung

[1]) Abnormitäten, die darin bestanden, daß sich die Oralstäbe scheitelwärts gekrümmt hatten, ohne Oralarmstützen abgehen zu lassen, wurden nicht mit zu den oralen Scheitelbalken gerechnet, obwohl sie bisweilen in c_1 ganz bis zum Scheitel reichen konnten. Hätten wir sie mitgerechnet, so wäre die Zahl der Plutei mit oralen Scheitelbalken in c_1 auf 40 gestiegen, während sie sich in a_1 nicht verändert hätte.

V. Die Länge der analen Scheitelbalken und die Körperproportionen.

Bezeichnung der Kultur	Größtes Maß der analen Scheitelbalken	Kleinstes Maß der analen Scheitelbalken	Länge der analen Scheitelbalken im Durchschnitt	Kleinster Wert für das Verhältnis $\frac{\text{Scheitelbalkenlänge}}{\text{Analarmlänge}}$
a_1	35	25	31	$^2/_3$
b_1	32	18	24,7	$^1/_2$
c_1	29	16	22,4	$^3/_7$

der Körperproportionen mitgeteilt. Die Zahlen sprechen sehr deutlich und zwar die von Kultur c_1 wieder am deutlichsten. In den Kulturen, zu denen Eier mit geringfügigem Anstoß zur Parthenogenese verwendet worden waren, ist eine auffallende Reduction der durchschnittlichen Länge der analen Scheitelbalken und das Auftreten von Larven mit *Sphaerechinus*-Körperproportionen zu konstatieren. Es ist auffallend, wie genau die Verschiebung der Scheitelbalkenlänge in Kultur c_1 nach der 24. Tabelle unsrer zweiten Vererbungsstudie mit derjenigen in Wärmezuchten von 23—26° C. übereinstimmt, denn wir fanden in letzteren für das größte Scheitelbalkenmaß die Zahl 29, für das kleinste 15 und für das durchschnittliche 22,5, während sich in der obenstehenden fünften Tabelle die Werte 29, 16 und 22,4 vorfinden, die also mit ersteren ganz nahe zusammenfallen. Wir haben demnach dadurch, daß wir den Eiern vor der Befruchtung einen geringfügigen Anstoß zur Parthenogenese gaben, jetzt bei Zimmertemperatur von 16—18° C. dasselbe erreicht, was wir früher durch Erhöhung der Temperatur während der Entwicklung auf 23—26° C. erzielt hatten. In beiden Fällen handelt es sich um eine wirkliche Verschiebung der Vererbungsrichtung, was für die in der Wärme erhaltenen Resultate auf Seite 267 meiner zweiten Vererbungsstudie nachgewiesen worden ist.

Ziehen wir jetzt am Schlusse das Gesamtfazit aus unsern statistischen Belegen, so ergibt sich, daß die Verschiebung der Vererbungsrichtung sich im allmählichen Auftreten aller Hauptcharakteristika der *Sphaerechinus*-Plutei äußert. Am leichtesten geht die Verschiebung bei rein quantitativen Merkmalen, bei der Länge der analen Scheitelbalken, welche durch einfache Temperaturerhöhung während der Entwicklung bei manchen Larven mütterlichen Charakter annehmen kann. Von den andern Merkmalen traten in der Regel zunächst, durch mannigfache Übergänge mit den gewöhnlichen Armstützen der Bastarde verbunden, die dreikantigen Gitterstäbe in den

Analfortsätzen auf, dann erscheinen die oralen Scheitelstäbe, aber noch nicht mit typischer *Sphaerechinus*-Endigung, welche erst der letzten Stufe eigentümlich ist, auf der dann auch die analen Scheitelbalken die charakteristische *Sphaerechinus*-Gabelung erkennen lassen. Erst dann ist durch Verwachsung der Gabeläste die Möglichkeit zur Bildung eines typischen *Sphaerechinus*-Scheitelkorbes gegeben und die Verschiebung nach der mütterlichen Seite hin vollständig. Mit Aufstellung dieser Formenfolge habe ich selbstverständlich keine ontogenetische Entwicklungsreihe geben, sondern nur die verschiedene Leichtigkeit, mit der die mütterlichen Charaktere bei der Verschiebung der Vererbungsrichtung gewöhnlich zum Durchbruch kommen, charakterisieren wollen. Eine streng gesetzmäßige Erscheinung ist freilich die aufgestellte Reihe nicht, denn es kommen auch Larven mit oralen Scheitelbalken, aber ohne Gitterstäbe in den Analarmen vor. Die oralen Scheitelstäbe sind dann allerdings nicht von rein mütterlichem Typus, sondern lassen noch den Mischcharakter der Larvenform erkennen, indem sie entweder rudimentär sind oder bei bedeutender Länge bisweilen eine Endigungsweise zeigen, die mehr an diejenige der analen Scheitelbalken der Bastardlarven als an die Beschaffenheit der typischen oralen *Sphaerechinus*-Scheitelbalken erinnert. In einer Hinsicht stimmt aber die aufgestellte Reihenfolge immer: Es tritt nie ein richtiger *Sphaerechinus*-Scheitelkorb auf, ohne daß zugleich auch typische Gitterstäbe und die richtigen Körperproportionen vorhanden wären. Bei der Bildung des Scheitelkorbes vermögen sich also die mütterlichen Charaktere nach meinen Erfahrungen immer am schwierigsten durchzusetzen.

C. Bildliche Belege für die Verschiebung der Vererbungsrichtung.

Auf Tafel XIV habe ich eine Anzahl Larven abgebildet, welche zur bildlichen Demonstrierung der Verschiebung der Vererbungsrichtung dienen sollen. Die Reihe wird eröffnet durch die reine Form des benutzten Männchens, durch einen Pluteus von *Strongylocentrotus lividus*; sie wird geschlossen durch die reine mütterliche Form, durch einen Pluteus von *Sphaerechinus granularis.* Letzterer stammt aus einer parthenogenetischen Kultur und zeigt deshalb gleichzeitig, daß vollkommen normale Plutei aus Eiern enstehen können, welche durch vorübergehenden Aufenthalt in Seewasser mit Zusatz einer Fettsäure zur Selbstentwicklung gebracht worden sind. Die einzige Abweichung von der gewöhnlichen *Sphaerechinus*-Form ist an dem rechten Anal-

fortsatz wahrzunehmen. Der Gitterstab desselben läßt nämlich in seinem distalen Teil deutlich das Zusammengesetztsein aus vier Einzelstäben erkennen. Diese Abweichung ist aber nicht als Abnormität aufzufassen, denn sie kommt bekanntlich auch bei ganz normalen Pluteis vor, die aus befruchteten Eiern entstanden sind, namentlich, wenn sie sich bei höherer Temperatur entwickelt haben[1]).

In den Fig. 2—4 habe ich drei Larven aus der gewöhnlichen Bastardkultur a_1 dargestellt. Alle drei lassen den Einfluß des männlichen Elementes sehr deutlich erkennen, obgleich ich nicht etwa solche Formen ausgesucht habe, welche die größte Ähnlichkeit mit *Strongylocentrotus* zeigen, sondern im Gegenteil in Fig. 4 einen Pluteus dargestellt habe, der zu denjenigen gehört, welche die mütterlichen Charaktere am meisten hervortreten ließen. Trotz alledem ist derselbe nicht nur noch sehr weit von einem *Sphaerechinus*-Pluteus entfernt, sondern auch von den meisten Larven, welche sich in den beiden Kulturen mit vorbehandelten Eiern, vorfanden.

Die Larven 5—7 stammen aus der Versuchskultur b_1, d. h. aus jener, deren Eimaterial im Befruchtungsmoment keinen scharf umschriebenen Kern, sondern an seiner Stelle einen großen hellen Hof aufwies. Ich habe die Auswahl so getroffen, daß Fig. 5 einen Pluteus vorstellt, bei dem die mütterlichen Charaktere verhältnismäßig wenig hervortreten, während das bei Fig. 6 in bezug auf die Gitterarme schon bedeutend mehr der Fall ist, und Fig. 7 endlich noch einen weiteren Schritt nach der mütterlichen Seite hin repräsentiert. In Fig. 6 haben wir nämlich zwei schöne Gitterstäbe in den Analfortsätzen vor uns. Sie bestehen zwar zum größten Teil nur aus zwei Einzelstäben, und zeigen nur an ihren Enden den Beginn einer Dreiteilung, sind aber trotzdem dem mütterlichen Typus weit mehr genähert als die allerbesten Gitterstäbe in der gewöhnlichen Bastardkultur. Die in Fig. 7 dargestellte Larve weist auf der einen Seite einen ähnlichen Analfortsatz auf, wie der Pluteus 6 auf beiden besitzt, trägt aber auf

[1]) Vgl. Vererbungsstudie II. Dieses Archiv Bd. 21. S. 250. Bezüglich des Erkennens des Zusammengesetztseins der Analarmstützen aus vier Stäben sei bemerkt, daß man dasselbe danach beurteilen kann, ob im Gitterstab ein oder zwei Perlenreihen nebeneinander liegen. Bei einem gewöhnlichen dreikantigen Gitterstab erscheinen die Verbindungsbrücken zwischen den beiden äußeren Stäben und dem an der Kante im optischen Querschnitt als eine Reihe von Perlen, welche an den Sprossen zwischen den beiden äußeren Stäben befestigt zu sein scheinen. Besteht der Gitterstab aus vier Stäben, so liegen zwei solcher Perlenreihen nebeneinander, wenn sich die Perlen nicht zufällig vollständig decken.

der andern Seite einen typischen dreikantigen *Sphaerechinus*-Gitterstab zur Schau. In bezug auf das Vorhandensein oder Fehlen der oralen Scheitelbalken unterscheiden sich die drei Larven noch nicht wesentlich von den gewöhnlichen Bastarden, aber die Körperproportionen sind doch bereits etwas andre geworden, wie ein Vergleich der Figuren 2—4 und 5—7 ohne weiteres ergibt.

Der Kultur c_1, d. h. jener, deren Eier im Befruchtungsmoment teils einen großen hellen Hof teils einen scharf umschriebenen, ruhenden Kern von meist übernormaler Größe besaßen, sind die Plutei 8—10 entnommen worden. Auch hier läßt die erste Larve (Fig. 8) die mütterlichen Charaktere verhältnismäßig wenig hervortreten, die zweite dagegen mehr, denn sie ist im Besitze von zwei dreikantigen *Sphaerechinus*-Gitterstäben und auf der rechten Seite von einem langen, allerdings noch ungegabelten oralen Scheitelbalken, und die dritte (Fig. 10) ist endlich derartig mutterähnlich, daß sie als typischer *Sphaerechinus*-Pluteus zu bezeichnen ist, obwohl sie aus einer Bastardbefruchtung hervorgegangen ist. Durch diese Larve ist die Reihe von dem einen der beiden so verschiedenartigen Eltern zum andern geschlossen worden. Die Bastardlarve von *Sphaerechinus*-Habitus zeigt zwar noch eine kleine Anomalie am Scheitelkorb, da der linke orale Scheitelbalken nicht mit dem richtigen analen bzw. mit einem Gabelast desselben verschmolzen ist; aber solche Abweichungen kommen auch in reinen Zuchten vor, und es liegt kein Grund vor, darin etwa noch einen Einfluß des väterlichen Elementes erkennen zu wollen.

Vergleichen wir die drei Larven aus der Kultur c_1 (8—10) mit denen aus b_1 (5—7), so ergibt sich, daß die ersteren im Durchschnitt noch mehr nach der mütterlichen Seite hinneigen als die letzteren. Das ist also dasselbe Resultat in Bildern, welches wir oben durch statistische Ermittlungen festgestellt hatten.

Zum Schluß sei endlich noch auf eine Tatsache von untergeordneter Bedeutung aufmerksam gemacht, es ist dies die verschiedene Größe der Larven aus den Kulturen, deren Eier mit angesäuertem Seewasser vorbehandelt worden waren. Der Ursprung der kleinen Larven (Fig. 8) ist leicht erklärt: sie stammen von Keimen ab, deren Furchungszellenmaterial nicht vollständig zur Bildung einer Blastula verwendet, sondern teilweise entweder als tote Masse oder als kleine Teilblastula abgestoßen worden ist. Was aber die Maßdifferenzen der größeren Larven anbelangt, so können dieselben durch verschiedene Umstände bedingt sein, deren Erörterung nicht hierher gehört.

3.

Die Bestätigung des Hauptresultats durch weitere Versuche.

A. Weitere Beweise für das Eindringen von Spermatozoen in die behandelten Eier.

a) Wir hatten im vorigen Kapitel als Beweise, daß Samenfäden in die behandelten Eier eindringen, die beiden Tatsachen angeführt, daß sich in den parthenogenetischen Kontrollkulturen entweder überhaupt keine Eier bis zu freischwimmenden Larven entwickeln oder nur so viele, daß sie nur einen Bruchteil der Larvenzahl in den besamten Kulturen ausmachen. Bei meinen weiteren Experimenten haben sich diese beiden Tatsachen durchweg als richtig herausgestellt, wenngleich die Zahl der parthenogenetischen Larven in weiten Grenzen schwankte. Am größten war sie bei einem Versuch vom 26./3. 06, wo die Eier 2 Minuten lang mit Essigsäure-Seewasser behandelt und darauf mit alkalischem Wasser zweimal gewaschen worden waren. Ich konnte da nämlich gegen 200 Larven aus der parthenogenetischen Kontrolle herausfischen, die freilich nur zu einem geringfügigen Teil das Pluteusstadium erreichten. Trotz der verhältnismäßig vielen parthenogenetischen Larven war aber auch bei diesem Versuche der Unterschied zwischen der unbefruchteten und befruchteten Kultur ein gewaltiger, denn in letzterer wimmelte es von Larven, so daß ihre Zahl gar nicht festgestellt werden konnte. In den andern Versuchsreihen fanden sich, wie gesagt, in den parthenogenetischen Kontrollen immer viel weniger Larven vor als bei diesem einen Versuch vom 26. März. So konnte ich z. B. in einer parthenogenetischen Kultur am 14./4. nur drei Larven auffinden, von denen es eine bis zum Pluteus brachte, während in den befruchteten Zuchten fast alle Eier zu wimpernden Keimen geworden waren. In einer andern Versuchsserie vom 1./4. konnte trotz genauesten Suchens in der parthenogenetischen Kultur nicht eine Larve aufgefunden werden, während in der befruchteten 60 % der Eier zu wimpernden Blastulis geworden waren. Es ist also schon hiernach sicher, daß Samenfäden in die behandelten Eier eindringen, denn es ist doch wohl nicht erlaubt, eine Beeinflussung der Eier durch nicht eingedrungene Samenfäden anzunehmen.

b) Der zweite Beweis für den Eintritt von Spermatozoen in die behandelten Eier wird durch die Tatsache geliefert, daß in der Mehrzahl der Fälle sich immer noch ein gewisser Einfluß des Spermatozoons auf die Vererbungsrichtung erkennen läßt, obgleich letztere bedeutend nach der mütterlichen Seite hin verschoben sein kann. Es

muß also eine Befruchtung der behandelten Eier stattgefunden haben, welche sich von einer gewöhnlichen nur durch die Intensität jenes Faktors unterschieden haben muß, von dem die Übertragung der väterlichen Eigenschaften abhängig ist. Der Einfluß des Spermatozoons auf die Vererbungsrichtung auch bei auffallender Verschiebung derselben nach der mütterlichen Seite läßt sich deutlich an den Figuren 5—9 der Tafel XIV erkennen. Er kann sich in dem Auftreten nur zweistäbiger Analarmstützen, in dem Fehlen der oralen Scheitelbalken, in dem Unterbleiben der Gabelung der letzteren und in der nicht typisch *Sphaerechinus*-artigen Ausbildung der oralen Scheitelbalken äußern, so daß es nicht zur Bildung eines regelrechten *Sphaerechinus*-Scheitelkorbes kommt. Durch den Wegfall dieser *Sphaerechinus*-Charaktere wird eine gewisse Ähnlichkeit mit *Strongylocentrotus*-Pluteis erzielt. Da aber eben diese Ähnlichkeit mit den Larven des letzteren Seeigels nur durch Wegfall gewisser Merkmale des komplizierter gebauten *Sphaerechinus*-Skelets zustande kommt, so tritt an uns die Aufgabe heran, zu prüfen ob derartige Ausfallserscheinungen nicht etwa auch in den reinen parthenogenetischen Kulturen in derselben Häufigkeit wie in unsern befruchteten vorkommen. Die Antwort auf diese Frage erteilt die folgende Tabelle:

VI. Vergleich rein parthenogenetischer Plutei mit solchen, die aus einer Kombination von Parthenogenese und Befruchtung hervorgegangen sind.

Art und Zahl der untersuchten Larven	Zahl der ganz dreikantigen Gitterstäbe	Zahl der streckenweise dreikantigen Gitterstäbe	Zahl der nicht dreikantigen Armstützen mit Gitterbildungsansätzen	Zahl der Armstützen ohne Gitterbildung	Zahl der Plutei ohne jeden Ansatz der oralen Scheitelbalken	Zahl der Plutei mit einseitiger Anlage der oralen Scheitelbalken
50 parthenogenetische Plutei	90	2	7 (4 davon ganz kurz, die andern 2stäbig mit bis zu 12 Querverbindungen)	1 (kurz)	1	1
50 Plutei aus Kultur b_1 unsrer ersten Versuchsserie	9	9	64	18	27	20

Die Tabelle lehrt, daß zwar auch in den parthenogenetischen Kulturen Plutei vorkommen können, welche an Stelle von dreikantigen, nur zweistäbige Analarmstützen aufweisen, und denen mitunter auch ein oder beide orale Scheitelbalken fehlen können, daß aber derartige Larven außerordentlich viel seltener als in den Zuchten sind, wo es sich um eine Kombination von Parthenogenese und Befruchtung handelt. Sehen wir doch, daß die nicht dreikantigen Gitterstäbe im letzteren Falle die Regel, im ersteren aber die Ausnahme bilden, und konnten wir doch unter den Pluteis aus befruchteten Eiern nur drei unter 50 Stück auffinden, welche auf beiden Seiten Ansätze der oralen Scheitelbalken aufwiesen, während dieses unter 50 gesunden parthenogenetischen Larven bei 48 Individuen der Fall war. Das häufige einseitige oder beiderseitige Fehlen der oralen Scheitelbalken und die große Zahl der nur zweistäbigen Gitterarme bei den Pluteis, die einer Kombination von Parthenogenese und Befruchtung ihre Entstehung verdanken, können darum nicht an dem parthenogenetischen Anstoß liegen, welchen die Eier vor der Befruchtung erhalten hatten, sondern sind darauf zurückzuführen, daß die Spermatozoen trotz der bedeutenden Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite hin, doch noch einen gewissen Einfluß auf die Ausgestaltung der Larven ausüben können.

Hätten wir zur Herstellung der 6. Tabelle als Vergleichsobjekt für die parthenogenetischen Larven nicht die Kultur b_1, sondern c_1 unsrer ersten Versuchsreihe benutzt, so wäre zwar der Unterschied zwischen den Larven aus unbefruchteten und befruchteten Eiern nicht ein derartig gewaltiger gewesen wie in dem angeführten Beispiel, aber immer noch so groß, daß auch er die Befruchtung der Eier in der Kultur mit Samenzusatz aufs klarste bewiesen hätte. Der Leser kann sich leicht hiervon durch einen Blick auf die 1. und 3. Tabelle und durch einen Vergleich der dort gegebenen Daten für c_1 mit den Daten für parthenogenetische Plutei in der 6. Tabelle überzeugen.

c) Ein dritter Beweis wird durch folgendes Experiment geliefert: Am 27./3. 06. 11.15 a. m. wurden 12 Eier mit abnorm großem Kern besamt, welche 23 Stunden früher 2 Minuten lang mit essigsäurehaltigem Seewasser behandelt worden waren. Die großen Kerne verdankten ihre Entstehung einem geringfügigen Anlauf zur parthenogenetischen Entwicklung, die vielleicht nicht nur zur Vergrößerung des mütterlichen Vorkernes sondern auch zur Bildung eines Monasters führte, dann aber stehen blieb. Da sich in der Folge einige der Eier zu Blastulis entwickelten, von denen mehrere aus einem Ei hervor-

gehen konnten, so ist sicher bewiesen, daß in die Eier, trotzdem sie vor längerer Zeit bereits einen Ansatz zur Selbstentwicklung gemacht hatten, doch noch Samenfäden eingedrungen waren.

d) Der vierte und letzte[1]) Beweis endlich wird durch die mikroskopische Untersuchung der Eier auf Schnittpräparaten zutage gefördert. Auf solchen läßt sich nämlich in der Tat das Eindringen von Samenfäden in Eier nachweisen, welche bereits einen Ansatz zur parthenogenetischen Entwicklung gemacht haben. Es hat sich dabei herausgestellt, daß selbst dann, wenn bereits die erste Furchungsspindel mit den Chromosomen in der Äquatorialebene angelegt worden ist, doch noch das Eindringen von Spermatozoen in die Eier möglich ist. Ob und wo für diesen Vorgang eine Grenze gesteckt ist, habe ich noch nicht untersucht und gehört nicht an diese Stelle. Wenn wir 10 Minuten nach erfolgter Besamung normale Befruchtungsstadien mit solchen von Eiern vergleichen, bei denen im Moment der Befruchtung bereits die Kernmembran aufgelöst ist, und Strahlungen um den verschwommenen Kern oder auch noch in andern Partien des Cytoplasmas aufgetreten sind, so werden wir zwar im ersteren Falle auf zahlreichere und stärker ausgebildete Spermastrahlungen stoßen als im letzteren. Nach einer halben Stunde finden sich aber auch bedeutende Ansammlungen körnchenfreien Plasmas um die Spermatozoenkerne der Eier mit Ansatz zur Parthenogenese vor. Vielleicht beruht die anfänglich schwächere Ausbildung der primären Strahlung einfach darauf, daß bereits das körnchenfreie Cytoplasma vor dem Eintritt der Samenfäden an andern Stellen des Zellleibes zusammengeströmt war. Über das weitere Schicksal des oder der in das Ei eingedrungenen Samenfäden soll in einer späteren Studie berichtet werden. Hier genügt, daß überhaupt ein solches Eindringen stattfindet.

B. Weitere Beweise für die Verschiebung der Vererbungsrichtung.

Abgesehen von der ersten entscheidenden Versuchsreihe, welche ich oben als Beispiel eingehend geschildert habe, habe ich noch in sieben andern Versuchsserien das Hauptresultat der ersten bestätigen können. Von diesen sieben Serien sind besonders zwei interessant,

[1]) Einen fünften Beweis auf die Boverischen Befunde von der Beziehung der Chromosomenzahl zur Kerngröße zu gründen, erwies sich wegen des Vorkommens vieler normalkerniger parthenogenetischer Plutei als nicht angebracht, doch soll auf die Kerngrößen der Larven mit verschobener Vererbungsrichtung in einer andern Studie eingegangen werden.

weil mit ihnen nur teilweise positive Resultate erzielt wurden. Diese Befunde sind nämlich nicht nur nicht im stande, gegen unser Hauptresultat von der Beherrschung des Hervortretens der mütterlichen Charaktere durch eine Kombination von Parthenogenese und Befruchtung zu zeugen, sondern sie sind sogar geeignet, uns noch einen weiteren Schritt nach vorwärts in dieser Richtung zu gestatten.

Die beiden Kulturen zeichneten sich nämlich dadurch vor den andern aus, daß die stets in gewissem Grade vorhandene individuelle Verschiedenheit der Eier hier so weit getrieben war, daß die kurze Behandlung mit essigsäurehaltigem Seewasser nur bei einem Teile der Eier wahrnehmbare Ansätze zur parthenogenetischen Entwicklung auslöste, während der andre Teil, in einem Falle der größte, unverändert blieb. Das Resultat war, daß sich auch nur bei einem Teil der Larven, ja in dem einen Falle sogar nur bei sehr wenigen, die Verschiebung der Vererbungsrichtung erkennen ließ, während die andern Plutei gewöhnliche Bastarde repräsentierten. Daraus ergibt sich der Schluß, daß nicht die Behandlung der Eier mit einer Fettsäure an und für sich die Ursache für die Verschiebung der Vererbungsrichtung abgibt, sondern nur das Vorhandensein eines Ansatzes zur Parthenogenese im Befruchtungsmoment. Derselbe Schluß läßt sich übrigens auch aus Versuchsreihen ableiten, bei denen die Befruchtung der Eier zu verschiedenen Zeiten nach der Behandlung mit fettsäurehaltigem Seewasser vollzogen wurde, denn es stellte sich dabei heraus, daß erst dann, wenn eine gewisse Zeit zwischen Behandlung und Befruchtung verlaufen war, ein stärkeres Hervortreten der mütterlichen Charaktere konstatiert werden konnte.

4.

Rückblicke und Ausblicke.

In der ersten dieser Vererbungsstudien hatte ich es als Endziel derselben hingestellt, das Hervortreten der elterlichen Charaktere bei den Nachkommen zu beherrschen. In bezug auf die Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite hin ist uns das nun bereits gelungen: Wir können mit Sicherheit die Larven unsrer Seeigelkombination weit mehr, ja mitunter sogar ganz der Mutter ähnlich machen, wenn wir den Eiern vor der Befruchtung einen geringfügigen Anstoß zur Parthenogenese geben.

Mit dieser Entdeckung sind wir zugleich auf den rechten Weg

gekommen, die Bedingung oder den Bedingungskomplex für das Schwanken der Vererbungsrichtung aufzufinden. Wir müssen nämlich mit Sicherheit auf das Gesuchte stoßen, wenn wir genau die Veränderungen analysieren, welche mit einem Ei eintreten, wenn es einen Ansatz zur parthenogenetischen Entwicklung macht. Durch die Untersuchungen von E. B. WILSON[1]) haben wir diese Veränderungen kennen gelernt. Sie äußern sich auf den ersten Stadien erstens in einem Größerwerden des Kernes, welche mit einer Zunahme des Chromatins verbunden ist, und zweitens in einem Zusammenströmen körnchenfreien Plasmas um den Kern allein oder zugleich auch an verschiedenen Stellen des Plasmaleibes der Eizelle. Das um den Kern zusammengeströmte körnchenfreie Plasma liefert das Material für den sogenannten Nucleusaster, welcher die Kernteilung beherrscht, während die Ansammlungen im Zellleib noch eine verschieden große Zahl von Cytastern erzeugen können. Ganz allgemein gesprochen handelt es sich demnach auf den ersten Stadien der parthenogenetischen Entwicklung um eine Vermehrung der Kernsubstanzen und um eine Veränderung im Cytoplasma des Eies.

Für die Erklärung der Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite stehen infolgedessen nur folgende Möglichkeiten offen.

Sie kann erstens von dem Anwachsen der mütterlichen Kernsubstanzen abhängen.

Zweitens kann die Zustandsänderung im Cytoplasma des Eies die Schuld tragen, und

drittens können beide Faktoren zusammen die Verschiebung der Vererbungsrichtung herbeigeführt haben.

Diese Veränderungen des Eies können nun einfach als solche gewirkt haben, ohne daß daran eine eventuelle Störung des gewöhnlichen morphologischen Schemas des Befruchtungsvorganges wesentlich beteiligt ist, oder es kann der letztere infolge der Veränderungen des Eies tiefgreifend alteriert und dadurch die Verschiebung der Vererbungsrichtung herbeigeführt worden sein. Das soll in einer der späteren Studien entschieden werden.

Sollte sich bei weiteren Untersuchungen, die ich mir ebenfalls für die kommenden Nummern meiner Vererbungsstudien vorbehalte, die Richtigkeit jener Erklärungsmöglichkeit herausstellen, welche für die Verschiebung der Vererbungsrichtung das Anwachsen der mütter-

[1]) Arch. Entw.-Mech. Bd. 12. 1901. S. 529 f.

lichen Kernsubstanzen verantwortlich macht, so wäre damit viel gewonnen, nämlich eine quantitative Beziehung zwischen der Menge der mütterlichen Kernsubstanzen und dem Grade des Hervortretens der mütterlichen Charaktere.

Durch weitere Experimente und Messungen der Kerngröße werde ich dann auch zu entscheiden suchen, ob das Schwanken der Bastardform mit der Jahreszeit, welches zuerst durch VERNON bekannt geworden ist, daran liegt, daß die Eier von *Sphaerechinus* in verschiedenen Jahreszeiten ein Schwanken in der Größe ihrer Kerne zeigen. Dieses Schwanken der Kerngröße könnte nur auf dreierlei Weisen zustande kommen: Erstens könnten zu verschiedenen Jahreszeiten die Stoffwechselvorgänge in den Oogonien anders ablaufen, so daß nach Ablauf der Reifungsteilungen der Oocyten reife Eier entständen, welche zu gewissen Jahreszeiten eine durchschnittlich größere Kerngröße aufwiesen als zu andern. Sodann könnten Eier mit größeren Kernen durch Unterdrückung oder Rückgängigmachen einer Reifungsteilung hervorgebracht werden, und drittens könnte eine verschiedene Größe der Eikerne zu verschiedenen Jahreszeiten durch ein Schwanken in der Neigung der Eier zur parthenogenetischen Entwicklung ihre Erklärung finden.

Von diesen drei Möglichkeiten ist die zweite wegen ihres seltenen Vorkommens nicht fähig, das Schwanken der Bastardform mit der Jahreszeit zu erklären. Dagegen verlohnt es sich wohl nicht nur die erste, sondern auch die dritte auf ihre Richtigkeit hin zu untersuchen, zumal für die Prüfung der letzteren die Übereinstimmung gewisser Resultate unsrer zweiten Vererbungsstudie mit denen spricht, welche in der vorliegenden Arbeit gewonnen worden sind. Dort hatten wir nämlich die Frage nach der Ursache des Schwankens der Bastardform mit der Jahreszeit so weit eingeengt, daß wir ihren Sitz in den Eiern suchen mußten, und jetzt haben wir nachgewiesen, daß wir das Schwanken der Bastardform mit der Jahreszeit nachahmen können, wenn wir den Eiern vor der Befruchtung einen geringfügigen Anstoß zur Parthenogenese geben. Was liegt da näher, als dieses Schwanken in der Natur ebenfalls auf eine gelegentlich vorkommende Neigung der Eier zur parthenogenetischen Entwicklung zurückzuführen, die nicht weiter als bis zur Vermehrung der mütterlichen Kernsubstanzen zu gehen braucht? Wir werden sehen.

Heidelberg, den 19. Juli 1906.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIV.

Fig. 1. Normaler Pluteus aus einer reinen Kultur von *Strongylocentrotus lividus*, aufgezogen bei 14° C.

Fig. 2—4. Plutei aus der gewöhnlichen Bastardkultur vom 22./3. 06. Eier 10 a. m. dem *Sphaerechinus*-Weibchen entnommen und 2.45 p. m. mit *Strongylocentrotus*-Samen befruchtet.

Fig. 5—7. Plutei aus der ersten Bastardkultur mit behandelten Eiern. Letztere am 22./3. 10.4—10.12 a. m. in 50 ccm Seewasser + 3 ccm $^1/_{10}$ *n* Essigsäure. Nach der Essigsäurebehandlung zweimal mit Seewasser + $1^1/_2$ ccm $^1/_{10}$ *n* NaOH zu 100 ccm gewaschen, dann gewöhnliches sterilisiertes Seewasser aufgegossen, 12.37 p. m. befruchtet, als in den Eiern ein großer heller Hof zu sehen war. Am 29. März nachmittags abgetötet.

Fig. 8—10. Plutei aus der zweiten Bastardkultur mit behandelten Eiern. Letztere 10.38—10.43 a. m. in 50 ccm Seewasser + 3 ccm $^1/_{10}$ *n* Essigsäure. Weitere Behandlung wie im vorigen Falle. 2.30 p. m. befruchtet. Eier zu dieser Zeit teils mit scharf umschriebenem Kern, der meist deutlich größer als normal war, teils mit großem hellen Hof. Am 29. März nachmittags abgetötet.

Fig. 11. Parthenogenetischer *Sphaerechinus*-Pluteus aus einer Kultur vom 26./3. 06. Behandlung der Eier: 12.4—12.8 p. m. in 50 ccm Seewasser + 3 ccm $^1/_{10}$ *n* Essigsäure. Darauf zweimal mit alkalischem Seewasser gewaschen und endlich 12.21 p. m. in gewöhnliches sterilisiertes Meerwasser übertragen. 2./4. 6.30 p. m. abgetötet.

Temperatur während der Entwicklung bei den Kulturen, aus denen die Larven 2—11 stammen, 16—18° C.

Vergrößerung überall: Zeiss Obj. C, Oc. II.

Buchstabenerklärung.

aqu analer Querstab,
asch analer Scheitelbalken,
ast Analarmstützen,
ed Enddarm,
hs horizontaler Seitenstab,
m Mund,
md Mitteldarm,
osch oraler Scheitelbalken,
ost Oralarmstützen,
vd Vorderdarm.

Über Bastardierungsversuche bei Echinodermen.

Von

Alfred Fischel.

(Mit Unterstützung der Gesellschaft zur Förderung deutscher Wissenschaft, Kunst und Literatur in Böhmen.)

Mit 22 Figuren im Text.

Eingegangen am 23. Juli 1906.

Die besondere Art des Befruchtungsvorganges hat bekanntlich in erster Linie die Annahme veranlaßt, daß die Kerne der Geschlechtszellen die »Vererbungsträger« darstellen.

Diese Annahme muß naturgemäß auch durch entsprechende Versuche auf ihre Richtigkeit hin geprüft werden. Von wesentlicher Bedeutung sind in dieser Hinsicht Untersuchungen an Bastardbildungen; wobei es freilich nicht mehr — wie früher — genügt, einfach die fertigen Bastardformen zu untersuchen, um festzustellen, ob und in welcher besonderen Weise väterliche und mütterliche Eigenschaften bei ihnen zutage treten, wobei es vielmehr notwendig ist, die Entwicklung der Bastarde zu beobachten, um festzustellen, wann und wie die Art-Unterschiede der beiden Elterindividuen in dem Produkte der Bastardbefruchtung wieder auftreten.

Th. Boveri hat bekanntlich derartige Versuche zuerst zielbewußt an Echinodermen ausgeführt und aus ihnen wichtige Schlüsse für die Befruchtungs- und Vererbungslehre gezogen.

Diese Schlußfolgerungen Boveris sind nicht unangefochten geblieben. Während Boveri behauptete, daß die Bastardlarven stets Mittelformen zwischen den Elterindividuen darstellen, folgerte Seeliger aus seinen sorgfältigen Untersuchungen, daß dies nur zum Teil der Fall ist; daß sich nicht mit Sicherheit bestimmen lasse, wieviel von den Eigenschaften der Bastardlarve auf Rechnung des

einen oder des andern Elters zu setzen ist; auch sei es endlich durchaus nicht erwiesen, ja es erscheine von vornherein unwahrscheinlich, daß auf Bastardlarven von väterlichem Typus gar nichts vom mütterlichen Organismus vererbt worden sei. SEELIGER sowohl, wie auch T. H. MORGAN und STEINBRÜCK haben auf die große Variabilität der Bastardlarven hingewiesen, welche es schwer, ja oft unmöglich mache, sichere Schlüsse über die Vererbungsart väterlicher und mütterlicher Eigenschaften zu ziehen.

Abweichend von diesen Angaben lauten diejenigen von DRIESCH (7). Nach ihm wird die Entwicklung der Bastarde wesentlich nur vom Eiplasma beeinflußt; denn die Furchungsgeschwindigkeit, die Gesamtform der Larven, die Zahl der primären Mesenchymzellen und die Färbungsverhältnisse der Bastarde sollen vollkommen mütterlichen Charakters sein und nur im Skelet soll eine Mischung der Elterncharaktere zum Vorschein kommen. Diese Angaben hat DRIESCH (8) gegenüber einer Kritik derselben von Seite BOVERIS (5) aufrecht erhalten und nur zugegeben, daß auch die Färbungsintensität der Bastardlarven von väterlicher Seite her beeinflußbar sei, wofür auch GARBOWSKI eintritt.

Erscheint es bei diesem Widerstreit der Meinungen nicht überflüssig, neue Untersuchungen — besonders an wenig oder gar nicht bekannten Bastardformen — anzustellen, so lag für mich noch ein besonderer Grund hierfür vor.

Die Resultate der Bastardierungsversuche nämlich sind naturgemäß auch für unsre Anschauungen über das Wesen der die normale Ontogenese bestimmenden Momente von Wichtigkeit. BOVERI (5, S. 361) hat ihre Bedeutung nach dieser Richtung dahin zusammengefaßt, daß er dem Eiplasma, neben seiner Wichtigkeit als Baumaterial für den neu entstehenden Organismus, in der Hauptsache nur die Bestimmung über gewisse embryonale Vorgänge zuerkennt, die aber »für die definitive Gestaltung des neuen Individuums so indifferent sind, daß ihre durch die specifischen Eigenschaften des Eiprotoplasma bedingte Spezifität, wie sie z. B. im Furchungstypus vorliegt, später wirkungslos untergeht«[1]). Ein determinierendes Moment

[1]) Es ist ein Übelstand der Versuche mit Echinodermen, daß es bekanntlich nicht möglich ist, Seeigellarven über ein gewisses Stadium hinaus weiter zu züchten. Wir wissen daher auch nicht, ob die an der Larve sich zeigenden, experimentell erzeugten besonderen Eigenschaften sich, bei weiterer Entwicklung, auch auf den fertigen Organismus übertragen würden. Indessen halte ich diesen Umstand nicht für prinzipiell so wichtig, um die Beweiskraft derartiger

soll dem Eiplasma nur für Qualitäten allgemeinster Natur (Achsenverhältnisse z. B.) zukommen und es sei noch fraglich, ob die präformierte Eiplasmaqualität über das Larvenstadium hinausgeht. Die essentiellen Merkmale des Individuums und der Species dagegen sollen ihre Determinierung durch den Kern erhalten.

Mich (13) hatten nun frühere Untersuchungen zu der Annahme geführt, daß die Bedeutung, welche dem Eiplasma bei der Entwicklung zukommt, denn doch eine größere ist, als sie ihm bisher beigelegt wurde. Dies veranlaßte mich, die Entwicklungsvorgänge nach der Bastardbefruchtung, die zugunsten der Bedeutung des Kernes als »Vererbungsträgers« verwertet wurden, selbst zu prüfen.

Diese Untersuchungen wurden zu Ostern 1906 in der zoologischen Station in Villefranche s. m. ausgeführt; drei Seeigelarten: *Arbacia pustul.*, *Echinus brevispinosus* (s. *Sphaerechinus*, s. *Echinus granularis*) und *Strongylocentrotus lividus* wurden hierbei benutzt. Das Material erwies sich zur Zeit der Untersuchung als zur Befruchtung vorzüglich geeignet, also »reif« — ein Umstand, dessen Betonung mit Rücksicht auf die Angabe VERNONS, derzufolge der Erfolg von Bastardierungen sehr wesentlich von dem verschiedenen »Reife«-zustande der Geschlechtszellen abhängen soll, wichtig ist. — Die Temperatur war in der ersten Hälfte meines Aufenthaltes in Villefranche eine für diese Jahreszeit ungewöhnlich niedrige und auch später keine sehr hohe[1]). Dem entsprechend war auch die Geschwindigkeit der Entwicklung anfangs geringer als später.

Von den mit den drei erwähnten Seeigelarten möglichen Kombinationen blieb die Kreuzung $\frac{\textit{Arbacia} ♀}{\textit{Strongylocentrotus} ♂}$ ohne Erfolg, bei den Kombinationen $\frac{\textit{Echinus brevisp.} ♀}{\textit{Arbacia} ♂}$ und $\frac{\textit{Arbacia} ♀}{\textit{Echinus brevisp.} ♂}$ gelang es nicht in allen Fällen Befruchtung und Weiterentwicklung zu erzielen, während dies bei den übrigen Kombinationen stets möglich war. Die Ursache dieses verschiedenen Verhaltens läßt sich nicht angeben. Sie lag sicher nicht in irgend welchen abnormen Zuständen

---

Versuche zu mindern. Wenn sich eine Beeinflussung einer so weit differenzierten Larvenform, wie es eine Pluteuslarve ist, erzielen läßt, so ist hieraus schon der Schluß erlaubt, daß hier ein entscheidender Einfluß auf die »Vererbung« vorliegt.

[1]) Nach Niederschrift dieser Zeilen erschien eine sehr interessante Arbeit von C. HERBST, in welcher der Einfluß der Temperatur speziell auf die Bastardentwicklung sehr genau untersucht wird. — Den Geschwindigkeitskoeffizienten für die normale Entwicklung hat bereits PETER mit etwa 2.5 für 10° bestimmt.

der Geschlechtszellen, denn gleichzeitig mit den Bastardierungsversuchen angestellte normale Befruchtungen hatten stets Erfolg. Bei Bastardbefruchtungen spielen sicherlich zahlreiche, vom Experimentator nicht beherrschbare und auch nicht erkannte Momente eine wesentliche Rolle. Es ist in dieser Hinsicht sehr interessant, daß mir in Villefranche die Bastardierung von *Arbacia*-Eiern mit *Strongylocentrotus*-Samen trotz wiederholter Versuche zu verschiedenen Zeiten nicht gelang, während die Brüder Hertwig mit ihr in Sorrent und Driesch in Neapel Erfolg hatten, insofern wenigstens, als die ersteren die Entwicklung eines Teiles der Eier auszulösen vermochten, und der letztere normale Blastulae (aber keine Gastrulae) erzielen konnte. Anderseits erhielten die Brüder Hertwig bei der Kreuzung $\frac{\textit{Strongylocentrotus}\ ♀}{\textit{Arbacia}\ ♂}$ in Sorrent kein Resultat, während sie in Villefranche stets von Erfolg begleitet war.

Die Ursache dieses verschiedenen Verhaltens liegt vielleicht in kleinen Differenzen des Materials oder der Gestalt der Geschlechtszellen an verschiedenen Orten.

So bezeichnen die Brüder Hertwig die Farbe der *Arbacia*-Eier (in Sorrent) als »violett«; in Villefranche waren die Eier rotbraun, mit mehr oder weniger hervortretendem Rot, doch keinesfalls violett, und, meiner Erinnerung nach, sicher heller als in Neapel. Was *Strongylocentrotus* betrifft, so hat Boveri (6) an dessen Eiern einen Pigmentring näher beschrieben, der gerade in Villefranche ganz besonders deutlich ausgebildet zu sein oder häufiger als anderwärts vorzukommen scheint[1]). Auch der Farbenton der später in den Pluteis auftretenden Chromatophoren ist anscheinend in Villefranche ein andrer als z. B. in Neapel. Driesch (7) bezeichnet ihn für Neapler Plutei als rotbraun, in Villefranche ist er eher gelbrötlich; auch bezeichnet Driesch die Färbungsqualität der (Neapler) *Strongylocentrotus*-, *Echinus microtubercul.*- und *Sphaerechinus*-Larven als identisch, was für das Material in Villefranche nicht zutrifft.

Wenn auch wenig wahrscheinlich, ist es immerhin auch möglich, daß Gestaltunterschiede, und zwar der Samenzellen, eine Rolle spielen. Auf die Wichtigkeit der Form dieser Zellen haben schon Born und Pflüger Gewicht gelegt und hervorgehoben, daß selbst kleine

---

1) Garbowski unterscheidet direkt zwei »Rassen« von *Paracentrotus* (wie man nach ihm statt *Strongylocentrotus* schreiben sollte) *lividus*: die allgemein verbreitete »*diffusa*« und die südfranzösische »*rufocincta*«.

Gestaltunterschiede des Kopfes der Spermien von entscheidender Bedeutung für die Bastardierung sein können[1]).

Einer ferneren Untersuchung zugänglich bleibt endlich die Frage, ob die Geschlechtszellen eine mit dem Orte und mit der Zeit wechselnde Disposition zur Bastardierung besitzen.

Von Interesse ist es nun, daß zwischen dem Verhalten der Samenzellen zum Ei und der Schwierigkeit, bzw. Leichtigkeit der Bastardierung eine bestimmte Beziehung besteht. In allen Fällen nämlich, in welchen die Kreuzbefruchtung ohne Schwierigkeit gelingt, sammeln sich kurz nach dem Zusatze des Samens außerordentlich viele Spermien um die Eier an, eine breite Ringzone um dieselben bildend; in jenen Fällen hingegen, in welchen die Bastardierung nur schwer oder überhaupt nicht gelingt, finden sich nur vereinzelt größere Spermienmengen um die Eier angesammelt vor; bei der Kombination $\frac{\textit{Arbacia} ♀}{\textit{Strongylocentrotus} ♂}$ besaß kein Ei eine derartige Spermienzone. — Nur jene Eier also, welche anziehend auf die Spermien der fremden Art wirken, werden leicht befruchtet. Da die Seeigeleier Stoffe enthalten, welche die Bewegungsrichtung der Spermien beeinflussen (Dungern), hängt dieses verschiedene Verhalten der Spermien wohl hauptsächlich von der verschiedengradigen Wirkung dieser Stoffe ab.

Es ist ferner wohl zu beachten, daß sich bei den ersterwähnten Fällen sehr viel mehr Samenzellen um die Eier angesammelt vorfinden als bei Befruchtung mit dem gleichartigen Samen. Dies rührt vielleicht davon her, daß die fremdartigen Samenzellen nicht so rasch in die Eizelle eindringen als die der eignen Art; solange aber die Befruchtung nicht erfolgt ist, strömen die Spermien an die Eier heran und erst nach dem Eindringen der Samenzelle in das Ei hört dieses Zuströmen der Spermien auf oder wird es vermindert. — Die einmal um das Ei gebildete Spermienzone erhält sich noch lange Zeit nach der Befruchtung; erst während der späteren Furchungsstadien verschwindet sie. Sie liegt in keinem Falle der nach der Befruchtung abgehobenen Eihülle direkt an, ist vielmehr von ihr durch eine schmale, spermienfreie Zone getrennt.

[1]) Anderseits sind, wie aus den interessanten Untersuchungen Dungerns hervorgeht, in den Eiern Stoffe enthalten, welche die Bewegungsart der Samenzellen beeinflussen. — Gewisse Änderungen des Mediums, in dem man die Befruchtung der Eier ausführt, können die Bastardierung begünstigen. Näheres hierüber bei Godlewski und Herbst.

Daß nun auch individuelle Unterschiede der Eier bei der Bastardierung eine Rolle spielen, erhellt daraus, daß sich oft mitten unter Eiern mit breiter Spermienzone solche vorfinden, an die keine Samenzelle herangetreten ist.

Außer der nach erfolgter Befruchtung sich abhebenden Eihülle läßt sich bekanntlich an den Seeigeleiern noch eine weitere, ihnen unmittelbar anliegende »Hülle« erkennen, die von einigen Autoren als Membran (zweite oder innere Dotterhaut), von HAMMAR dagegen als Grenzschicht im HISschen Sinne, also als lebendes Protoplasma, angesehen wird. Diese beiden Hüllen[1]) werden bei den verschiedenen Bastardarten verschieden stark vom Ei abgehoben. Bei der Kombination $\frac{\textit{Echinus} ♀}{\textit{Arbacia} ♂}$, bei welcher die Eier oft von einer sehr breiten Spermienringzone umgeben sind, wird die äußere Hülle nur sehr wenig vom Ei abgehoben; sehr weit dagegen bei der Kombination $\frac{\textit{Echinus} ♀}{\textit{Strongylocentrotus} ♂}$, bei der wiederum die innere Hülle nur sehr wenig von der Eiperipherie absteht. In vielen Fällen tritt die Abhebung ein, es ist also Befruchtung erfolgt, ohne daß sich die betreffenden Eier weiter entwickeln.

Auch in jenen Fällen, in welchen die Barstardierung leicht gelang, war übrigens das Prozentverhältnis der zur Weiterentwicklung gelangten Eier an verschiedenen Tagen und in den von denselben Tieren stammenden Kulturen ein verschiedenes.

Die Entwicklung der bastardierten Eier selbst vollzog sich nun nahezu in allen Fällen langsamer als bei ihrer Befruchtung mit gleichartigem Samen. Da dieses Ergebnis in Gegensatz zu den bestimmten Angaben von DRIESCH (7) stand, wurden bei allen angestellten Versuchsreihen — und deren waren an 100 — Kontrollkulturen mit normal befruchteten Eiern angelegt und ihre Entwicklung mit jener der Bastardkulturen verglichen. Trotz der großen Zahl und Verschiedenheit der hierfür verwendeten Muttertiere und trotz des Unterschiedes der äußeren (besonders der Temperatur-) Verhältnisse, blieb es, bis auf wenige Ausnahmen[2]), ein gemeinsames

---

[1]) Für die Schilderung dessen, worauf es hier ankommt, ist es am vorteilhaftesten, einfach von »Hüllen« zu sprechen, ohne daß hiermit die HAMMARsche Anschauung bezweifelt werden soll.

[2]) Diese fielen sämtlich in das Ende meines Aufenthaltes in Villefranche, also in die Periode höherer Temperatur. Vielleicht spielt bei diesen Verhältnissen die Jahreszeit eine wesentliche Rolle.

Merkmal der Bastardkulturen, hinter den andern in ihrer Weiterentwicklung zurückzubleiben. Dies zeigte sich schon beim Auftritte der ersten Furche; der Zeitunterschied gegenüber den mit Spermien derselben Art befruchteten Eiern war ein wechselnder, von 5 Minuten bis zu einer Stunde schwankender. Dem entsprechend vollzogen sich auch die späteren Furchungsteilungen später; der Rückstand in der Entwicklung der Bastarde wurde im weiteren Verlaufe der Entwicklung immer deutlicher, so daß dann im Pluteusstadium der Ausbildungsgrad der Kalkstäbe in den Bastardkulturen dem der reinen Larven oft um einen Tag zurückstand.

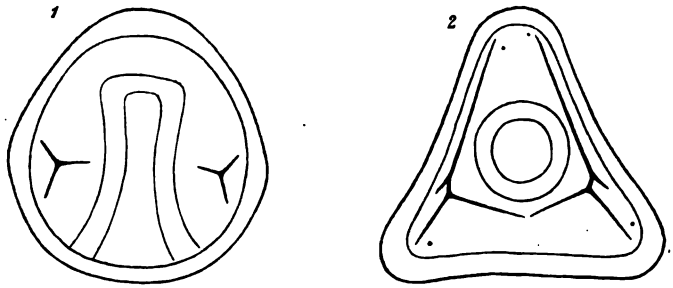
An Neapler Material konnte DRIESCH diesen langsameren Entwicklungsgang nicht konstatieren, hier furchten sich normal befruchtete und bastardierte Eier gleich rasch. Daß dies aber nicht allgemein gültig ist, beweisen nicht allein meine Befunde; auch SEELIGER gibt ausdrücklich an (25, S. 208), daß sich bei Befruchtung von *Sphaerechinus*-Eiern mit Samen von *Echinus microtuberculatus* »die ersten Entwicklungsvorgänge . . . langsamer als an den mit Samen der eignen Art befruchteten Eiern« vollziehen, so daß dann das Kalkgerüst bei den Bastardlarven erst am 4. Tage auf jener Ausbildungsstufe angetroffen wird, die es bei den reinen *Sphaerechinus*- oder *Echinus*-Larven schon am Ende des 2., oder Anfang des 3. Tages erreicht. Daß übrigens der Entwicklungsgang der Bastardkulturen nach Ablauf der Furchung gegenüber den reinen Kulturen im Rückstande bleibt, gibt auch DRIESCH an.

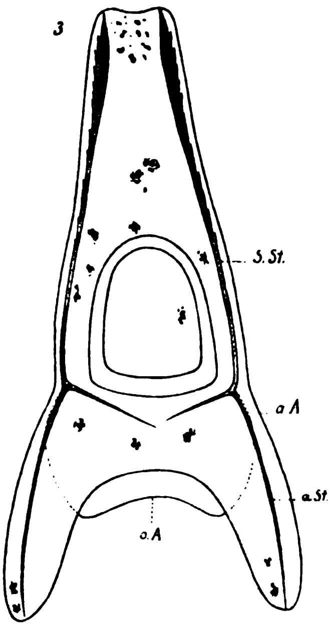
So erhält man den Eindruck, als ob sich die Entwicklung der Bastarde unter einem gewissen Widerstande vollzöge. Vielleicht aus dem Grunde, weil das mit der Samenzelle in das Ei eingeführte Centrosom in der ihm artfremden Plasmamasse des Eies seine Tätigkeit als kinetisches Centralorgan der Zelle nicht mit derselben Leichtigkeit zu vollziehen vermag wie in einer ihm artgleichen Eizelle. Dieser Widerstand scheint dann in den Descendenten der befruchteten Eizelle noch zu wachsen, um so die spätere Entwicklung erheblich zu verlangsamen.

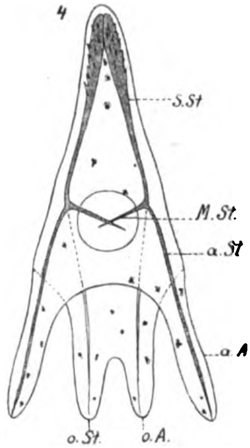
Hinsichtlich der Gesamtform der Larven soll, nach DRIESCH, eine Mischung der väterlichen und mütterlichen Charaktere nur bei den mit *Echinus microtubercul.*- und *Strongylocentrotus*-Samen aus *Sphaerechinus*-Eiern entstandenen Bastarden auftreten; aber auch da soll die Annäherung an den väterlichen Typus nur auf die besondere Ausbildungsart des Kalkgerüstes zurückzuführen sein. Alle andern Bastarde sollen rein mütterlicher Art sein.

Die von mir zur Bastardierung verwendeten Eiarten unterscheiden sich sehr wesentlich voneinander, so daß auch ihre frühen Entwick-

Fig. 1—4.







Larven von *Strongylocentrotus lividus*, 2, 2½, 3 und 5 Tage alt[1]). Fig. 1, 2 und 3 bei 180facher, Fig. 4 bei 120facher Vergrößerung[2]).

Gemeinsame Bezeichnungen:
a.A. Analarm, *o.A.* Oralarm, *a.St.* Analstab, *o.St.* Oralstab, *M.St.* Mittelstab, *S.St.* Scheitelstab.

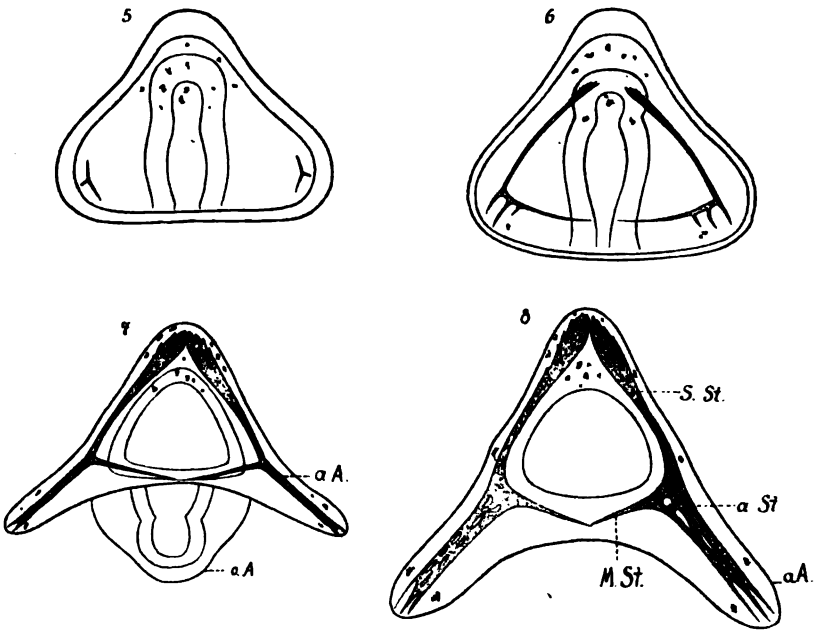
---

1) Alter und Ausbildungsgrad der verschiedenen Larven gehen einander nicht parallel; die gezeichneten Larven entstammen verschiedenen Kulturen, die sich naturgemäß auch ungleich rasch entwickelten.

2) Sämtliche Figuren wurden mit der Zeichencamera angefertigt. Die Larven wurden durch Zusatz von Formol bewegungslos gemacht und sofort nachdem ihre Bewegungen aufhörten gezeichnet. Man darf nicht länger warten, weil dann Schrumpfungen auftreten und unnatürliche Verhältnisse entstehen. Wird aber sofort im Momente des Eintretens der Ruhe der Larven gezeichnet, so erhält man Bilder, die den Verhältnissen im Leben vollkommen entsprechen.

lungsstadien erhebliche Unterschiede aufweisen. Schon ihre Größe ist different: Das *Arbacia*-Ei ist erheblich kleiner als das von *Strongylocentrotus*, dieses wiederum etwas kleiner als das von *Echinus brevispinosus*, Unterschiede, die auch später, im Blastula- und Gastrulastadium, deutlich ausgeprägt sind. Was die Form betrifft, so erscheint in diesen Stadien der *Echinus*-Keim kugeliger als die beiden andern. Dieser Unterschied, der übrigens durch auftretende Varietäten verwischt sein kann, ist aber nicht so bedeutend, um als sicheres Mittel

Fig. 5—8.



Larven von *Arbacia pustulosa*, 3, 4, 6 und 8 Tage alt. Vergrößerung 180/1.

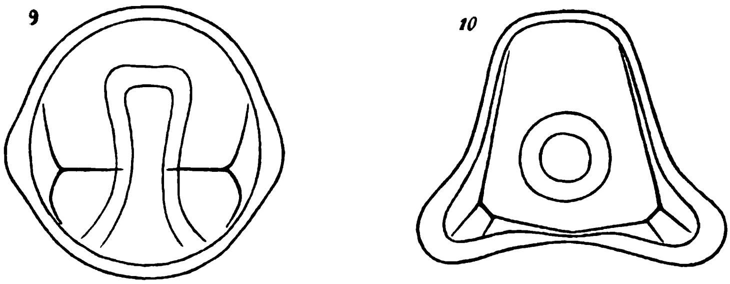
der Differenzierung zu dienen. Deutlich werden die Gestaltunterschiede erst in noch späteren Entwicklungsstadien.

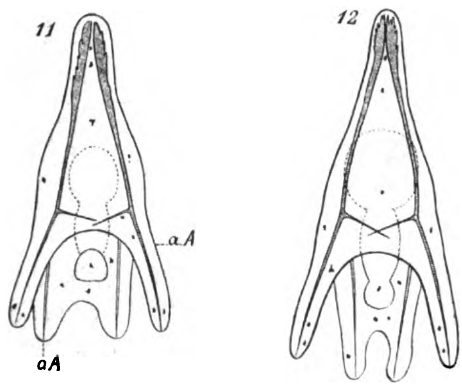
Die weitaus vorherrschenden Formen reiner *Strongylocentrotus*- und *Arbacia*-Larven sind in den Figuren 1—4, bzw. 5—8 dargestellt. Zwar fanden sich in den Kulturen natürlich auch Varietäten dieser Larvenform, doch war ihre Zahl keine bedeutende. Ich bemerke gleich hier, daß ich auch bei meinen Bastardkulturen keine auffällig große Zahl von Varietäten nachweisen konnte, jedenfalls nicht jene Menge und jenen Grad derselben, der an anderm Orte von andern Autoren beobachtet wurde. Traten viele und hochgradige Varietäten

auf, so verfiel die betreffende Kultur sehr bald der Degeneration und ich habe daher Anstand genommen, diese Kulturen mit zu berücksichtigen. Lebensfähige Kulturen weisen ziemliche Übereinstimmung des Entwicklungsgrades und der Gesamtform der Larven auf.

Sehen wir zunächst von dem Verhalten der in die Figuren mit eingezeichneten Kalknadeln ab, und berücksichtigen wir nur die Gesamtform der Keime, so erkennen wir, daß sich die *Arbacia*-Larven

Fig. 9—12.





Vier Entwicklungsstadien von mit *Arbacia*-Samen befruchteten *Strongylocentrotus*-Eiern, 2, $2\frac{1}{2}$, 5 und 7 Tage alt. Fig. 9 und 10 bei 180-facher, Fig. 11 und 12 bei 120facher Vergrößerung.

nicht bloß der Größe, sondern auch der Gestalt nach, von den *Strongylocentrotus*-Larven unterscheiden. Speziell der *Arbacia*-Pluteus (Fig. 7, 8) erscheint gedrungener, plumper, seine Analarme sind relativ länger und breiter, sein Orallappen relativ massiger als bei *Strongylocentrotus* (Fig. 3, 4).

Die Figuren 9—12 stellen vier Entwicklungsstadien von mit *Arbacia*-Samen befruchteten *Strongylocentrotus*-Eiern dar.

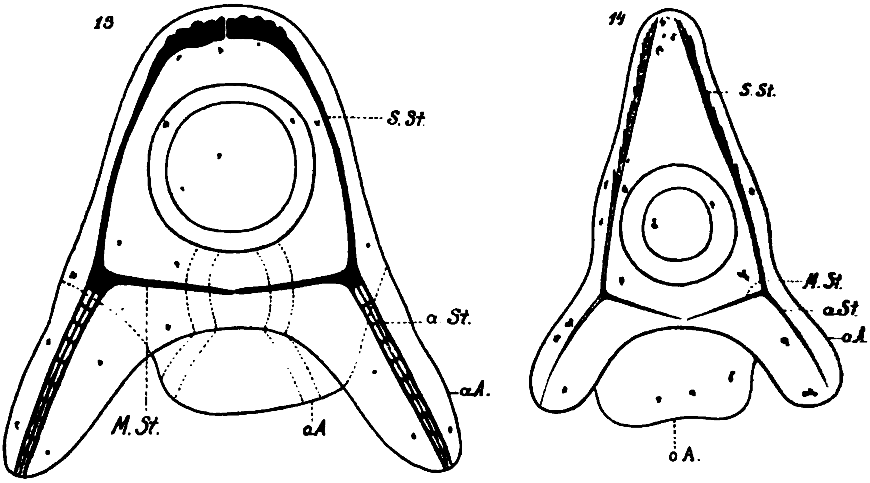
Die bei dieser Bastardierung entstehenden Keime entsprechen nicht durchaus denen von rein mütterlichem Charakter[1]. Besonders

[1] In jeder Bastardkultur finden sich Larven vor, die sich von rein mütterlichen Larven (oder von deren Varietäten) nicht unterscheiden. Diese Larvenformen werden hier, weil ihr Vorkommen bereits bekannt ist, nicht weiter besprochen.

auffällig erscheint die Kleinheit von vielen der Bastardplutei; denn die in Figur 4 dargestellte 5 Tage alte Larve von *Strongylocentrotus* ist erheblich größer als die (bei gleicher Vergrößerung gezeichnete) 5, bzw. 7 Tage alten Bastardplutei der Figuren 11 und 12.

Diesen Größenunterschied auf den Einfluß der verwendeten Samenart zurückzuführen bin ich um so mehr geneigt, als auch Boveri bei einer andern Kombination (und zwar: $\frac{\textit{Echinus microtubercul.} ♀}{\textit{Strongylocentrotus} ♂}$) eine analoge Beeinflussung nachweisen konnte. Allerdings wird man

Fig. 13 und 14.



5 Tage alter Pluteus von *Echinus brevispinosus*, bei 180facher Vergrößerung. Das Kalkskelet hier und auch in andern Figuren nicht vollständig, nur soweit als hier wichtig, gezeichnet.

5 Tage alter Pluteus aus der Kombination $\frac{\textit{Strongylocentrotus} ♀}{\textit{Echinus brevispin.} ♂}$, bei 180facher Vergrößerung.

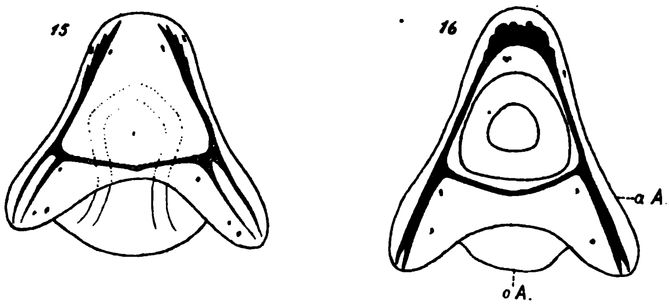
sich diese Art der Beeinflussung der Eientwicklung als in einer andern Weise erfolgend vorstellen müssen, wie die übrigen formativen Einflüsse von Seite der Samenzelle. Am einfachsten vielleicht, nach Boveri (5, S. 350), in der Art, »daß das Spermatozoon auf den Grad der Wasserimbibition einen Einfluß ausübt«.

Ihrer Form nach sind diese Bastardlarven gedrungener, ihre oralen Lappen sind relativ breiter, ihre Analarme relativ länger als jene der *Strongylocentrotus*-Plutei. Alle diese Momente weisen auf eine Beeinflussung der Entwicklung von väterlicher Seite hin.

Von der mütterlichen Form verschieden sind auch viele aus der Kombination $\frac{\textit{Strongylocentrotus} ♀}{\textit{Echinus brevisp.} ♂}$ hervorgegangenen Bastarde, wie

aus einem Vergleiche der Figuren 4, 13 und 14 hervorgeht. Die Bastardlarve der Figur 14 besitzt nicht die den *Strongylocentrotus*-Pluteus kennzeichnende schlanke Gestalt, ihre oralen und analen Arme sind breiter und kürzer — Charaktere, welche diese Larve dem *Echinus*-Pluteus ähnlich erscheinen lassen, also eine Beeinflussung von väterlicher Seite her beweisen. — Allerdings ließ sich diese Form des Pluteus nicht in allen Fällen nachweisen, oft entsprach vielmehr der Bastard seiner Gesamtform nach einem *Strongylocentrotus*-Pluteus. Doch genügt es ja prinzipiell, daß überhaupt Bastarde mit Annäherung an den väterlichen Typus vorkommen.

Fig. 15 und 16.



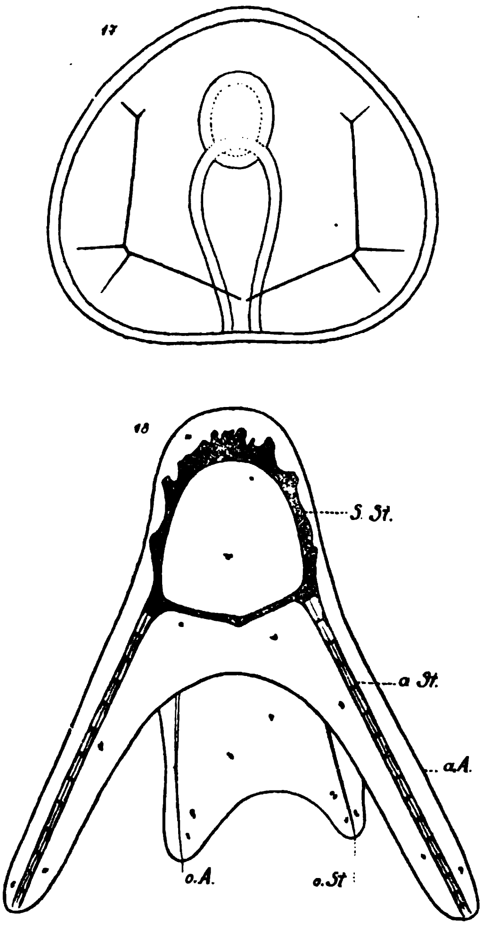
Bastardlarven $\frac{\textit{Arbacia}\ ♀}{\textit{Echinus brevisp.}\ ♂}$, 3 und 4 Tage alt, bei 180facher Vergrößerung.

Von der Kombination $\frac{\textit{Arbacia}\ ♀}{\textit{Echinus brevisp.}\ ♂}$ sind in Figur 15 und 16 zwei Entwicklungsstadien dargestellt. Wie ein Vergleich mit den reinen *Arbacia*-Keimen (Fig. 6—8) ergibt, unterscheiden sie sich nicht unwesentlich von ihnen, und zwar, wie ein Blick auf Figur 13 lehrt, gerade durch Merkmale — Breite und Kürze der Arme, flacherer Scheitel —, welche sie der *Echinus*-Larve in gewisser Hinsicht ähnlich erscheinen lassen. Natürlich sind sie, entsprechend der geringeren Größe des *Arbacia*-Eies gegenüber dem *Echinus*-Ei, auch erheblich kleiner als gleich alte *Echinus*-Keime.

Bei der Entwicklung der Bastarde von der Kombination $\frac{\textit{Echinus brevisp.}\ ♀}{\textit{Strongylocentrotus}\ ♂}$ wichen die entstandenen Keime oft erheblich von den rein mütterlichen Formen ab. Die *Echinus*-Larve erscheint in jüngeren Stadien mehr gerundet (Fig. 17), während die Bastardlarve zumeist die in Figur 19 wiedergegebene Gestalt aufweist; *Strongylocentrotus*-Larven gleichen Alters sind ähnlich geformt.

Während nun die *Echinus*-Keime zu wohlgebildeten Pluteis herangezogen werden konnten (Fig. 18), vermochte ich die Bastarde nicht über das in Figur 20 wiedergegebene Stadium hinaus weiter zu züchten, das von dem entsprechenden *Echinus*-Stadium sehr different ist. — Liegt nun auch bei diesen Bastarden keine so deutliche Hinneigung zu den rein väterlichen Formen vor, wie in den erwähnten andern Fällen, so besitzen sie doch oft eine von den rein mütterlichen Larven verschiedene Gestalt. Solche Gestaltanomalien, d. h. also Abweichungen vom rein mütterlichen Typus ohne bestimmte Annäherung an den väterlichen, lassen sich überhaupt auch in andern Bastardkulturen oft ausfindig machen[1]).

Fig. 17 und 18.



Larven von *Echinus brevispinosus*, 4 und 6 Tage alt, bei 180facher Vergrößerung.

Von besonderem Interesse bei der Beurteilung der Seeigelbastarde ist das Verhalten des Kalkskeletes.

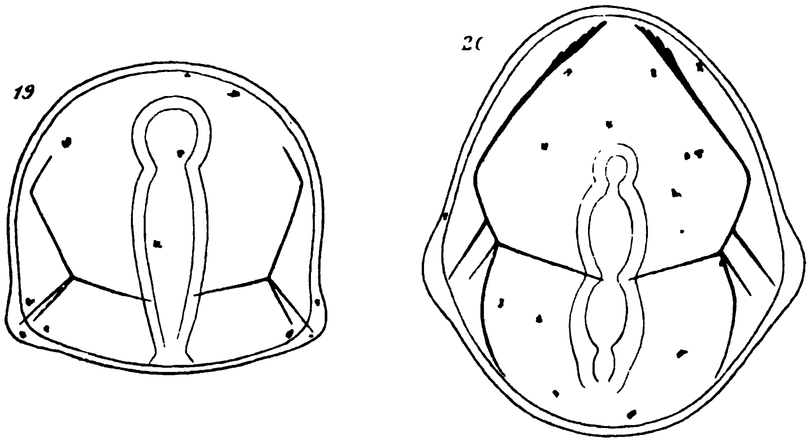
Dieses Kalkgerüst wird bei *Strongylocentrotus lividus* in Form spitzer Nadeln (Fig. 1, 2) angelegt; die an ihm später unterscheidbaren oralen, analen und Mittelstäbe (Fig. 3, 4 *oSt*, *aSt* und *MSt*) behalten diese Form bei, die Enden der Scheitelstäbe (*SSt*) dagegen

[1]) Dies gilt auch, wie gleich hier erwähnt sein mag, für das Verhalten der Kalknadeln. Gewisse Varietäten derselben lassen die Bastardlarven zwar als von rein mütterlichen verschieden, aber doch nicht den väterlichen analog erscheinen. Hier hat die Mischung der Elterncharaktere einen neuen Typus hervorgebracht.

verdicken sich, erhalten zahlreiche spitzige Zacken und Nadeln und endigen oft mit einer solchen langen und spitzen Nadel (Fig. 3) oder aber mehr keulenförmig (Fig. 4). Kurze, spitze Dorne finden sich auch an den tiefer gelegenen Stellen des Scheitelstabes und an den Basen der übrigen Stäbe. Je nach der Gestaltung des Scheitels der Larven liegen die Scheitelstabenden entweder sehr nahe aneinander (Fig. 4), oder voneinander ziemlich weit entfernt (Fig. 3).

Anders sind die Kalkstäbe bei *Arbacia pustulosa* beschaffen. In Form kurzer, dicker, stumpf endigender Dreistäbe angelegt (Fig 5), differenzieren sie sich bald zu der in Figur 6 wiedergegebenen

Fig. 19 und 20.



Bastardlarven $\frac{\textit{Echinus brevisp.} ♀}{\textit{Strongylocentrotus} ♂}$, 4 und 6 Tage alt, bei 180facher Vergrößerung.

Gestalt, bei welcher die Enden der Scheitelstäbe verdickt und unregelmäßig zerplittert erscheinen. Später lassen sich auch hier dieselben Bestandteile wie bei *Strongylocentrotus* unterscheiden; die Analstäbe bilden aber ein zierliches, durch die Zeichnung nicht in allen Details wiedergebbares Gitterwerk; der Scheitelstab endet mit einem Kolben, der mit kurzen, plumpen Stacheln besetzt ist; die Scheitelstäbe liegen einander dicht an, oder sie sind, besonders bei älteren Larven, miteinander verwachsen.

Das Skelet der Bastardlarven $\frac{\textit{Strongylocentrotus} ♀}{\textit{Arbacia} ♂}$ besitzt in Hinsicht auf seine Oral-, Anal- und Mittelstäbe zumeist ganz den mütterlichen Charakter. Die Enden der Scheitelstäbe aber weisen zahlreiche Varietäten auf, von denen viele eine Annäherung an den

väterlichen Typus darstellen, indem das kolbige Ende mit kurzen Stacheln, wie bei *Arbacia*, besetzt oder unregelmäßig zersplittert (vgl. Fig. 11 und 12 mit Fig. 6) ist. Eine dem reinen mütterlichen Typus vollkommen entsprechende Form des Kalkgerüstes läßt sich nur selten bei den Bastarden nachweisen, kleinere Abweichungen von ihm sind fast stets vorhanden.

Ähnliches gilt von der Kombination $\frac{\textit{Arbacia pust.} ♀}{\textit{Echinus brevisp.} ♂}$. Das Skelet der reinen *Echinus*-Larven (Fig. 13, 18) besitzt Gitterstäbe in den Analarmen und Scheitelstäbe mit krückenförmig gebogenen Enden, die einander entweder dicht anliegen (Fig. 13) oder miteinander verschmelzen (Fig. 18); sie sind mit zahlreichen, kurzen, kräftigen Höckern besetzt, die sich übrigens auch an den Außenflächen des Scheitelstabes vorfinden. Während der Entwicklung der Larven ändert sich — infolge des mächtigen Längenwachstums der Analarme — das gegenseitige Längenverhältnis zwischen Anal- und Scheitelstäben in sehr erheblichem Grade (vgl. Fig. 13 und 18). — Bei den mit *Echinus*-Samen aus *Arbacia*-Eiern erhaltenen Bastarden zeichnen sich die Kalkstäbe oft durch ihre Dicke aus (Fig. 15, 16); sie sind ferner in späteren Stadien am Scheitel der Larven durch eine mit kräftigen Höckern besetzte Querbrücke miteinander verbunden, wie sie in dieser Form nur bei *Echinus*-Larven vorkommt; denn wenn auch bei *Arbacia*-Larven die Enden der Scheitelstäbe miteinander verbunden sein können, so sind hier doch Länge und Dicke dieser Querbrücke, sowie der Charakter der von ihr ausgehenden Fortsätze anders beschaffen. Wie in diesem Verhalten der Scheitelstäbe eine Beeinflussung von väterlicher Seite vorliegt, so ist auch die Art der Gitterung der Analstäbe dem *Arbacia*-Typus mit seinen unregelmäßigen Lücken zwischen den Hauptstäben verwandt.

Driesch hat *Arbacia*-Eier mit Sperma von *Echinus microtuberculatus* befruchtet; die Skeletverhältnisse bei dieser *Echinus*-Art sind von der von mir benutzten wesentlich verschieden; doch findet auch Driesch (7, S. 88), daß bei der Bastardlarve väterliche Charaktere im Skelet auftreten, daß »gleichsam ein Kompromiß ... zwischen dem Skelet der *Arbacia* und dem des *Echinus*« geschlossen wird. Entsprechend dem von *Echinus brevispinosus* verschiedenen Verhalten des Skelets von *Echinus microtuberculatus* ist auch das Skelet dieser Bastarde von den meinen wesentlich verschieden.

Bei den mit *Echinus brevispinosus*-Samen befruchteten *Strongylocentrotus*-Eiern entwickelten sich Scheitelstäbe (Fig. 14) mit zahl-

reicheren und längeren seitlichen Dornen als bei reinen *Strongylocentrotus*-Larven; soweit das Skelet bei den mit *Strongylocentrotus*-Samen befruchteten *Echinus*-Larven studiert werden konnte (Fig. 20), wich es gleichfalls von der gewöhnlichen mütterlichen Form ab. Eine unzweifelhafte Beeinflussung der Skeletbildung von Seite der väterlichen Art konnte jedoch in keiner dieser beiden Bastardarten nachgewiesen werden.

Zusammenfassend läßt sich über das Verhalten des Kalkgerüstes der Bastardlarven aussagen, daß bei ihm zwar die mütterlichen Charaktere überwiegen oder häufiger auftreten, daß es aber auch in einzelnen Fällen zweifellos von väterlicher Seite her beeinflußbar ist. Bastardlarven mit einem Skelet von rein väterlichem Typus konnten nicht gefunden werden; wohl aber ist es zweifellos, daß in manchen Fällen die mütterlichen Charaktere des Skelets mit den väterlichen vermischt, bzw. die ersteren zum Teil — durch den Einfluß des artfremden Samens — verwischt werden.

Die sichere Feststellung der Unterschiede in der Pigmentierungsart der reinen und der Bastardlarven stößt auf erhebliche Schwierigkeiten. Sie wäre in vollem Umfange nur dann möglich, wenn man bei dem Vergleiche der Larven die Zahl, den Pigmentgehalt und die Anordnung der Chromatophoren genau festzustellen im stande wäre. Dies ist aber bei den geringen — wenn überhaupt stets vorhandenen — Unterschieden einer-, und der Variabilität der Pigmentierung anderseits nicht möglich. Dennoch lassen sich einige Unterschiede ermitteln.

Bei *Strongylocentrotus* treten Chromatophoren mit gelbrötlichen Pigmentkörnchen erst im Stadium der Figur 2 und auch da nur vereinzelt am Scheitel und in den Armen auf; im übrigen erscheint der Keim — von einer leichten Gelbfärbung der Innenpartie des Darmrohres abgesehen — farblos. Die Zahl der Farbzellen wächst später erheblich an, bis dieselben im Pluteusstadium die in Figur 4 (in Form von schwarzen Punkten) wiedergegebene Zahl und Verteilung erreichen; am Scheitel der Plutei findet sich — allerdings nicht immer und nur in jenen Fällen, in welchen der Scheitel die der Figur 3 entsprechende Form besitzt — das Pigment in kleineren Massen, aber dichter gehäuft vor, so daß dann diese Larvenregion wie mit Pigmentkörnchen dicht bestäubt aussieht.

Arbacia-Keime der Figur 5 enthalten in den äußeren Zellpartien ihres Ectoderms rötliche Pigmentkörnchen, außerdem große Chromatophoren am Scheitel; später (Fig. 6—8) nimmt die Zahl der Pigment-

körnchen in den einzelnen Ectodermzellen ab, während sich zu den großen Chromatophoren am Scheitel kleinere in den Armen hinzugesellen.

√ Die Bastardplutei $\frac{\textit{Strongylocentrotus} \ ♀}{\textit{Arbacia} \ ♂}$ nun besitzen Pigmentzellen, deren Zahl und Anordnung nicht in ersichtlicher Weise von jener der *Strongylocentrotus*-Plutei abweicht, deren Pigmentkörner aber oft oder stellenweise dunkler, *Arbacia*-Larven entsprechend, gefärbt erscheinen; die in manchen Fällen vorkommende eigenartige diffuse Pigmentierung des Scheitels von *Strongylocentrotus*-Larven konnte bei den Bastarden niemals konstatiert werden. Wenn dieses negative Merkmal, gleich dem früher erwähnten, dem Einflusse des fremdartigen Samens zugeschrieben werden kann, so kann darauf hingewiesen werden, daß für die Pigmentierungsart der gleichen Region (allerdings bei einer andern Art von Bastardlarven) auch eine Beeinflussung in positivem Sinne ermittelt wurde. Driesch (8, S. 722) berichtet nämlich, daß sich bei Pluteis der Kombinationen $\frac{\textit{Sphaerechinus} \ ♀}{\textit{Echinus microtuberc.} \ ♂}$ und $\frac{\textit{Sphaerechinus} \ ♀}{\textit{Strongylocentrotus} \ ♂}$, wenn auch nicht an allen, so doch bei vielen Individuen, die für die rein väterlichen Larven charakteristische Pigmentanhäufung am Scheitel nachweisen lasse. Allerdings sei es möglich, daß sie rein mechanisch dadurch entstanden sei, daß die bei echten *Sphaerechinus*-Pluteis (wegen ihrer besonderen Skeletverhältnisse) eintretende Ectodermdehnung hier unterblieben ist.

Relativ spät treten die Chromatophoren bei *Echinus brevispinosus*-Larven auf; im Stadium der Figur 17 können sie noch ganz fehlen; auch in den späteren Stadien (Fig. 13, 18) sind sie spärlicher als z. B. bei *Strongylocentrotus* über dem Larvenkörper verstreut, bilden keine Anhäufung am Scheitel und ihre Pigmentkörnchen besitzen eine hellere Farbennuance als bei den andern Larven.

Bastarde der Kombination $\frac{\textit{Echinus brevispin.} \ ♀}{\textit{Arbacia} \ ♂}$ besaßen noch in späten Stadien keine Pigmentzellen; da von ihnen keine älteren Pluteuslarven herangezüchtet werden konnten, läßt sich auch kein definitives Urteil über ihre Pigmentierungsart fällen, und das gleiche gilt von der Kombination $\frac{\textit{Echinus brevispin.} \ ♀}{\textit{Strongylocentrotus} \ ♂}$. In beiden Fällen entsprach die Pigmentierung in jungen Stadien dem mütterlichen Typus.

Bei der Kombination $\frac{\textit{Arbacia} \ ♀}{\textit{Echinus brevispin.} \ ♂}$ fanden sich viele Larven, deren Pigmentkörnchen heller und deren Pigmentzellen nicht so zahlreich waren als bei reinen *Arbacia*-Zuchten. Die bei *Arbacia* fast stets vorhandene starke Pigmentierung des Scheitels fehlte zumeist. — Bei der Entscheidung der Frage, ob diese Eigentümlichkeiten einem Einflusse von väterlicher Seite her zuzuschreiben sind, hat man aber zu berücksichtigen, daß die Pigmentierung normaler *Arbacia*-Larven eine verschieden starke ist, ja daß sich sogar völlig farblose, albinotische *Arbacia*-Larven vorfinden. Da sich aber diese Albinos sowie die schwach pigmentierten *Arbacia*-Larven ungleich seltener in den Kulturen vorfinden, als jene weniger stark pigmentierten Bastardlarven, so sind diese letzteren nicht auf an und für sich schon schwach pigmentiert gewesene oder pigmentlose *Arbacia*-Eier zurückzuführen, ihre besondere Pigmentierungsart ist vielmehr dem Einflusse des fremdartigen Samens zuzuschreiben.

Bei der großen Ähnlichkeit der Pigmentierung der Larven von *Strongylocentrotus* und von *Echinus brevispinosus* ist es schwer, bei ihren Bastardlarven $\left(\frac{\textit{Strongylocentrotus} \ ♀}{\textit{Echinus brevispin.} \ ♂}\right)$ die Elterncharaktere in dieser Hinsicht differenzieren zu wollen. Doch ist es auffällig, daß bei ihnen in dem der Figur 2 entsprechenden Stadium, wenn überhaupt, noch weniger und spärlich pigmentierte Chromatophoren nachzuweisen sind als bei reinen *Strongylocentrotus*-Keimen; die großen, meist runden, gelb-rötlichen Pigmentschollen in Figur 14 entsprechen gleichfalls einem nicht völlig mit *Strongylocentrotus* übereinstimmenden Verhalten; dagegen besaß gerade diese Larve die sonst den Bastarden zumeist fehlende, bei *Strongylocentrotus* aber häufig vorkommende Pigmentanhäufung am Scheitel.

Die geschilderten Verhältnisse lassen sich dahin zusammenfassen, daß die Pigmentierung der Bastarde zwar vorwiegend mütterlichen Charakter trägt, daß sie aber zweifellos von väterlicher Seite her beeinflußbar ist, und auch tatsächlich oft beeinflußt wird.

Gerade bei der Entwicklung der zuletzt erwähnten Bastarde konnte dieser Einfluß an dem eigenartigen Verhalten eines wichtigen Bestandteiles des Eies erkannt werden. Es ist bereits des für das *Strongylocentrotus*-Ei charakteristischen, zur Organogenese in fester Beziehung stehenden Pigmentringes gedacht worden. Während nun das Pigment bei der normalen Entwicklung des Eies in bestimmter Weise gelagert ist, wird die Regelmäßigkeit seiner Verteilung bei

der Entwicklung des bastardierten Eies sehr häufig gestört. In den älteren Furchungsstadien nämlich findet sich da statt des regelmäßigen Pigmentringes ein unregelmäßig begrenztes Band vor, oder es ist gar das Pigment herdweise über die sonst dem Ringe zugewiesene Zone, und auch darüber hinaus, verteilt[1]). Die natürliche Folge davon ist, daß die Lagerung der Pigmentzone an der Blastula von der von Boveri ermittelten Norm abweicht. Die Isolierung dieser Eier und die Verfolgung ihrer weiteren Entwicklung ergab, daß sie nur in dem Falle zu Pluteis sich entwickelten, wenn die Anordnung der Pigmentmasse am Keime nicht allzusehr von der Norm verschieden war. — Dieses Verhalten des Eipigmentes bei der Bastardentwicklung beweist uns, daß es infolge des Einführens einer artfremden Samenzelle in das Ei zu Störungen in der Verteilung des Eiplasmas auf die einzelnen Furchungszellen, oder zu Störungen im Ablaufe der späteren Furchungsteilungen (die ersten verlaufen normal), mit dem Endresultate einer abnormen Lagerung der verschiedenen Plasmaqualitäten im Keime, kommen kann.

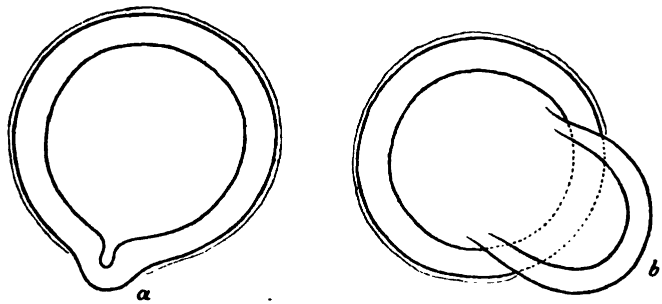
Als genetisch mit dieser Tatsache verwandt ist das bei Bastardierungen so häufige Auftreten von Mißbildungen aufzufassen. Diese werden oft erst in späteren Stadien, als Fehler der Gesamtform oder einzelner Teile der Larven, kenntlich. Manches von dem, was als »Varietät« von normalen Seeigelkeimen oder von Bastarden (im Pluteusstadium) beschrieben wurde, gehört offenbar in diese Kategorie. Die ersten Entwicklungsvorgänge brauchen in diesen Fällen nicht abnorme zu sein, soweit sich dies wenigstens bei der bloßen mikroskopischen Betrachtung feststellen läßt. In andern Fällen aber verlaufen schon die frühen Entwicklungsvorgänge in abnormer Weise, schon der Furchungsprozeß ist anormal und daher auch die Blastula ungewöhnlich gestaltet. Drei Beispiele solcher abnorm gestalteten Keime führt die Figur 21 vor.

In *a* besitzt die Blastula eine nur gering ausgebildete Ausstülpung, in *b* und *c* relativ sehr große, von dem zumeist normal gestalteten Hauptkörper ausgehende Aussackungen. Diese Bildungen erinnern an die Extraovate, welche J. Loeb dadurch erzeugen konnte, daß er die befruchteten Eier für einige Zeit in verdünntes Seewasser brachte; und wie hierbei die Eimembran platzte, und so dem Extraovat den

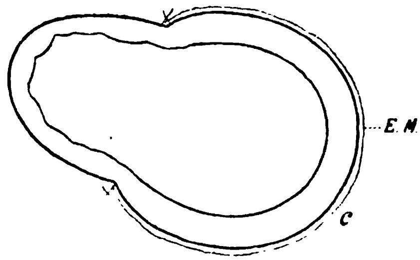
[1]) Bei der Kombination $\frac{\textit{Strongylocentrotus} ♀}{\textit{Arbacia pust.} ♂}$ waren derartige Störungen nicht zu beobachten. Es handelt sich also um eine spezifische Einwirkung des *Echinus*-Samens auf das *Strongylocentrotus*-Ei.

Austritt ermöglichte, so läßt sich auch hier nachweisen, daß die Eimembran (*E. M*) an jener Stelle gerissen ist, an welcher das Extraovat von dem übrigen Blastulakörper abgeht. Wenn in LOEBS Versuchen durch die Änderung der äußeren Verhältnisse eine Veränderung der osmotischen Druckdifferenz zwischen Eiinhalt und Seewasser gesetzt, und hierdurch die Bildung der Extraovate veranlaßt wurde, so ist es hier wahrscheinlich eine Änderung der inneren Verhältnisse, welche die gleichen Folgen auslöst. Die Einführung der artfremden Samenzelle in das Ei beeinflußt offenbar die Art der Wasserimbibition des

Fig. 21.



Drei abnorm gestaltete, 24 Stunden alte Keime von $\frac{\textit{Echinus brevisp.} ♀}{\textit{Strongylocentrotus} ♂}$; Vergrößerung 180/1. *E. M.* Eimembran.



letzteren — eine Annahme, die, wie erwähnt wurde, auch BOVERI zur Erklärung der Größendifferenz zwischen normal befruchteten und bastardierten Eiern heranzog.

Für die übrigen Formen der Mißbildungen reicht naturgemäß dieser Erklärungsversuch nicht aus. Man kann sich hier nur, mit SEELIGER (26, S. 504), vorstellen, »daß sich die Gattungscharaktere der Eltern im kindlichen Bastard nicht immer zu einem harmonischen Gesamtbild mischen«, so daß Mißbildungen entstehen müssen.

Die Frage, ob hierbei das Ei oder die fremde Samenzelle die größere Rolle spielt, bleibt dabei offen. Sie ist aber der Prüfung zugänglich. Zu diesem Zwecke habe ich an demselben Tage — also bei gleichen äußeren Verhältnissen — zwei Versuchsreihen angestellt. Bei der einen wurden vier, von vier verschiedenen *Echinus*-Weibchen

stammende Ei-Portionen mit von einem *Strongylocentrotus*-Männchen stammendem Sperma befruchtet. In allen vier Kulturen traten Mißbildungen auf, ohne daß sich jedoch ihre Anzahl in ersichtlichem Grade unterschied. Bei der zweiten Versuchsreihe wurden die Eier eines *Echinus*-Weibchens in fünf Portionen geteilt und jede von ihnen mit Sperma von *Strongylocentrotus* befruchtet — jedoch so, daß zu jeder der fünf Ei-Portionen von je einem andern Männchen stammendes Sperma hinzugesetzt wurde. In dieser Versuchsreihe, bei welcher also die Qualität der Eier dieselbe, die des Samens aber eine differente war, variierte die Zahl der Mißbildungen, und auch ihre Art, in den fünf verschiedenen Kulturen ganz deutlich. Diese beiden Versuchsreihen erlauben wohl den Schluß, daß das Auftreten von Mißbildungen bei Bastardierungsversuchen, was die Zahl und Art dieser Mißbildungen betrifft, weniger, wenn überhaupt, vom Ei, sondern wesentlich von den besonderen individuellen Eigenschaften der in das Ei eingeführten artfremden Samenzelle abhängt[1]). Da zum Zustandekommen einer normal gestalteten Bastardlarve offenbar eine harmonische Mischung der Elterncharaktere notwendig ist, so läßt sich diese Rolle der Samenzelle vielleicht so auffassen, daß gewisse Spermien die Bedingungen zu einer leichten Mischung der Elterncharaktere in sich tragen, während sie andern fehlen.

Erinnern wir uns an bereits früher Gesagtes, so zeigt es sich, daß mit der Einführung einer artfremden Samenzelle in ein Ei eine ganze Reihe entwicklungsstörender Momente gesetzt werden: Abgesehen von Störungen, die zu einer Verbildung der Formen führen, kann die normale Pigmentverteilung gestört, die Größe der Keime beeinflußt und die Geschwindigkeit der Entwicklung verlangsamt werden. Gewisse Formen der Mißbildungen (Fig. 21), sowie die Beeinflussung der Keimgröße sind vielleicht einer mehr mechanischen Funktion der Samenzelle — einer Änderung der normalen Wasserimbibition des Eies —, andre einer mehr formativen Wirkung derselben zuzuschreiben.

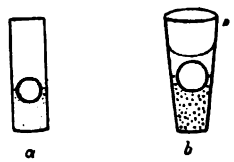
Hinsichtlich der Zahl der primären Mesenchymzellen liegen einander widersprechende Angaben von Driesch und Boveri vor. Von meinen Objekten läßt sich diese Zahl an dem pigmentreichen Ei von *Arbacia pustul.* überhaupt nicht bestimmen; die Zählungen, die ich an den Bastarden der beiden andern Eiarten vornahm, sind nicht zahlreich genug, um mir ein bestimmtes Urteil in dieser Frage zu gestatten.

1) Boveri (5, S. 348) wies nach, daß auch der Pigmentgehalt der Larven von der Eigenart der Samenzellen abhängig ist.

Dagegen habe ich einem bisher noch nicht beachteten Punkte mein Augenmerk zugewendet, der Frage nämlich, ob die Bastardierung zu Veränderungen der sichtbaren Zellstruktur führt. Als Vergleichsobjekt hierbei wurden die sehr charakteristischen Zellen am vegetativen Pole der Blastulae gewählt; sie wurden am lebenden Objekte untersucht. Außer der einfachen mikroskopischen Untersuchung derselben am unveränderten Objekte bediente ich mich auch der Methode der vitalen Färbung der Keime mit Neutralrot[1]).

Bei *Arbacia pustul.* ist die hellgelbe Grundsubstanz der erwähnten Zellen so sehr mit Pigmentkörnchen durchsetzt, daß sich feinere Details der Struktur nicht wahrnehmen lassen. Die Zellen selbst sind zwar nicht rein kubisch, doch ist die Differenz zwischen ihren Höhen- und Breitendurchmessern keine so bedeutende wie bei den Zellen der zwei andern Seeigelarten, die, schematisch, in Figur 22 dargestellt sind. Die *Strongylocentrotus*-Zelle (*a*) stellt einen schmalen, hohen Cylinder dar; die sehr regelmäßig, kreisrund erscheinende helle Kernzone liegt unterhalb der Mitte der Zellhöhe, näher der äußeren Zellperipherie; dieser äußere Zellabschnitt enthält zahlreiche, sehr kleine Granula, die bis etwa zur Mitte der Kernzone heraufreichen; der darüber liegende, innere Zellabschnitt besitzt keine Granula, ist stärker lichtbrechend als der äußere, und erscheint hellweiß, glänzend. — Weniger schmal erscheint die *Echinus*-Zelle (*b*); die große, mehr ovale Kernzone liegt hier etwa in der Mitte der Zellhöhe; auch hier ist der äußere Zellabschnitt, bis in die Region der Kernzone, von Granulis erfüllt, die aber größer als bei *Strongylocentrotus* sind; sehr charakteristisch ist der innere, der Blastulahöhle zugekehrte Zellabschnitt beschaffen: Er erscheint hell und wie aufgebläht, ganz so wie der innere Zellabschnitt einer Darm-Becherzelle.

Fig. 22.



Schematische Darstellung der Zellart am vegetativen Pol der Blastula von *Strongylocentrotus* (*a*) und *Echinus brevispinosus* (*b*).

Bei mit Neutralrot gefärbten Blastulis erscheinen die Kernzonen stets ungefärbt, da es ja ein Charakteristikon der vitalen Färbung ist, daß der Kern von ihr nicht beeinflußt wird. Der übrige Zellleib besitzt bei *Arbacia* eine zarte Rotfärbung; bei Anwendung starker Vergrößerungen erkennt man, daß diese Färbung an die erst mit

[1]) Betreffs der Methode verweise ich auf meine Arbeiten über vitale Färbung (11, 12).

Neutralrot deutlich sichtbar werdenden Granula gebunden ist, welche in großer Zahl und dicht nebeneinander liegend den äußeren Zellabschnitt (der innere ist bei *Arbacia* nicht genau erkennbar) erfüllen. Diese Granula sind verschieden stark gefärbt — einzelne gar nicht — und verschieden groß. — Die Pigmentkörnchen erscheinen in den gefärbten Zellen dunkler tingiert; dies dürfte aber nur die Folge davon sein, daß man sie jetzt durch ein gefärbtes Medium hindurch betrachtet. — Für uns besonders wichtig ist das Verhalten der *Echinus*-Zellen. Die schon erwähnten Granula ihres äußeren Zellabschnittes ziehen den Farbstoff begierig an, weshalb sie viel deutlicher zu erkennen sind; es zeigt sich jetzt, daß sie ziemlich regelmäßig in Reihen angeordnet sind; sie unterscheiden sich durch ihre Größe von erst durch die Vitalfärbung sichtbar werdenden feinsten Körnchen, welche, als dünne Schicht, die Kernzone umgeben; der innere Zellabschnitt ist granulafrei, diffus, aber sehr gut gefärbt. Hierin liegt ein wesentlicher Unterschied gegenüber den *Strongylocentrotus*-Zellen, bei welchen dieser innere Zellabschnitt entweder ganz farblos bleibt, oder, bei starker Färbung der ganzen Larve, nur einen ganz zarten Farbenton annimmt. Auch die feinen Granula der äußeren Zellpartie sind hier weniger intensiv gefärbt als bei *Echinus*.

Die Zellen der Bastarde weisen nun oft anscheinend rein mütterlichen Typus auf. In jeder Bastardkultur aber lassen sich Keime auffinden, deren Zellen von diesem Typus nach mancher Richtung hin abweichen, so daß man, bei entsprechender Übung, Keime mit derartigen Zellen sicher als Bastardlarven zu diagnostizieren vermag.

Während es bei reinen *Arbacia*-Larven, hauptsächlich infolge ihres reichen Pigmentgehaltes, nicht möglich ist, ein klares Bild jener Zellart zu gewinnen, tritt sie bei der Kombination $\frac{\textit{Arbacia} ♀}{\textit{Echinus brevispin.} ♂}$ viel deutlicher in die Erscheinung. Die Zellen scheinen höher und schmäler zu sein als bei *Arbacia*; sie besitzen eine hellglänzende Innenzone, die sich aber, im Gegensatze zu jener von *Echinus*, mit Neutralrot nicht färbt.

Dagegen wird bei der Kombination $\frac{\textit{Echinus brevispin.} ♀}{\textit{Arbacia} ♂}$ das klare Zellbild der reinen *Echinus*-Larve oft ganz erheblich verwischt; die Zellen scheinen niedriger zu sein, mit relativ großer Kernzone; bei Neutralrotfärbung tritt der Gegensatz zwischen Innen- und Außenzone der Zelle weniger deutlich hervor als bei den reinen *Echinus*-Larven.

Ganz ähnlich sind die Differenzen bei den Bastarden $\frac{\textit{Strongyloc.} ♀}{\textit{Arbacia} ♂}$; gegenüber reinen *Strongylocentrotus*-Larven ist das Zellbild hier verschwommen; da die innere Zellpartie weniger hell ist, besteht zwischen ihr und der Außenzone kein so großer Unterschied; die Kernzone scheint kleiner zu sein und tritt weniger deutlich hervor; alles Umstände, die auch die Zellen der Bastarde von der Kombination $\frac{\textit{Strongylocentrotus} ♀}{\textit{Echinus brevispin.} ♂}$ kennzeichnen. — Am deutlichsten waren die Unterschiede bei den Bastarden $\frac{\textit{Echinus brevispin.} ♀}{\textit{Strongylocentrotus} ♂}$ ausgeprägt; zwar besaßen die Zellen den *Echinus*-Charakter, allein ihre innere, sie bei *Echinus* so sehr den Becherzellen ähnlich machende Zone war schmäler, weniger hell und schleimartig aussehend; dagegen schien die granulierte Zone etwas höher zu sein; mit Neutralrot ließ sich — was besonders auffällig war — die innere Zone nicht in jener Weise färben wie bei reinen *Echinus*-Larven.

Als übereinstimmendes Merkmal dieser Abweichungen vom Typus läßt sich also bei allen Bastard-Kombinationen das feststellen, daß die Zellen viel weniger klar erscheinen, und daß einzelne für die Zellen des mütterlichen Typus charakteristische Merkmale verwischt sind[1]). Bei der Subtilität dieser Verhältnisse geht es nicht an, gewisse von diesen Veränderungen direkt als Annäherungen an den Typus der väterlichen Zellart hinzustellen, obzwar manches dafür zu sprechen scheint. Im Prinzip genügt es, festzustellen, daß durch die Bastardierung auch die Morphologie der Zellen des Keimes eine Veränderung erfahren kann.

Die voranstehend mitgeteilten Tatsachen zeigen, daß der Entwicklungsgang bastardierter Eier durchaus nicht als ein dem mütterlichen Typus völlig analoger aufgefaßt werden kann. Es ist die Vorstellung, daß das Ei für die Entwicklung alles Baumaterial liefert und den Typus des neuen Organismus allein bestimmt, während die Samenzelle nur den Anstoß zur Teilung und Differenzierung dieses Materials beistellt, nicht gestattet. Die Samenzelle übt vielmehr von allem Anfange der Entwicklung an einen wesentlichen Einfluß auf die Art

[1]) Inwieweit sich diese an der lebenden Zelle festgestellten Veränderungen auch am fixierten und gefärbten Objekte ausprägen, muß noch durch besondere Untersuchungen festgestellt werden.

der Entwicklung aus. Dieser Einfluß kann sich auf die Geschwindigkeit des Entwicklungsganges, auf die Form und Größe des Keimes, auf seinen Pigmentgehalt, sein Kalkgerüst und auch auf die Struktur seiner Zellen erstrecken. Dies ist freilich nicht in jedem Falle und nicht nach jeder dieser Richtungen hin deutlich nachzuweisen; ja es kommen in Bastardkulturen zweifellos Larven vor, deren Aussehen in keinem wesentlichen Punkte vom rein mütterlichen Typus abweicht. Der für andre Fälle sicher erwiesene Einfluß der Samenzelle auf die Entwicklung zwingt uns jedoch, diese anscheinend rein mütterlichen Keime als solche aufzufassen, bei denen die väterlichen Charaktere zwar larviert, aber jedenfalls vorhanden sind. Mit Recht führt WEISMANN diese Erscheinung auf »scheinbar« einelterliche (»pseudo-monogene«) Vererbung zurück, und weist anderseits SEELIGER (25, S. 219) darauf hin, daß Larven von rein väterlichem Typus schon deshalb auch mütterliche Charaktere, wenn auch larviert, in sich bergen müssen, weil ja das Ei die Grundlage für ihre gesamte protoplasmatische Substanz darstellt.

Die Verteilung und Mischung der einzelnen elterlichen Charaktere ist eine nach ihrer Art und Zahl (oder vielleicht genauer: nach der Art ihres sichtbaren Hervortretens) außerordentlich verschiedene, und, wie HERBSTS soeben erschienene wertvolle Untersuchungen lehren, auch durch äußere Einflüsse (Temperatur) beeinflußbare.

Die hier erörterten Wirkungen der männlichen Geschlechtszelle lassen sich, so lange man sie nicht genauer analysieren kann, vielleicht am besten als formative und einfach mechanische unterscheiden. Zu den letzteren wäre die Verlangsamung der Entwicklung, die Beeinflussung der Größe der Keime, die Störung in der normalen Pigment-Verteilung $\left(\text{bei } \frac{\textit{Strongylocentrotus} ♀}{\textit{Sphaerechinus} ♂}\text{-Bastarden}\right)$ und die Entstehung der speziell geschilderten Mißbildungen (Fig. 21) zu zählen; Änderungen der Wasserimbibition des Eies, Widerstände bei der Tätigkeit des Centrosoms sind vielleicht ihre speziellen Ursachen. Auch die geschilderte Beeinflussung der Blastulazellen beruht vielleicht auf einer Störung in der normalen Wasserimbibition, da auch durch sie jenes Undeutlichwerden des normalen Zellbildes verursacht werden könnte. — Alle übrigen Wirkungen können als direkt formative angesehen werden, deren Resultat auf viel komplizierterem Wege erreicht wird, als jenes der ersterwähnten Wirkungsweisen.

Da eine formative Wirkung der männlichen Geschlechtszelle feststeht, und, da die letztere wesentlich als Kernmasse in die Be-

fruchtung eingeht, so liegt es nahe, verallgemeinernd zu sagen, daß der Kern imstande sei, die seiner Struktur eigentümlichen Charaktere dem sich entwickelnden Organismus aufzuprägen, während das Eiplasma nur »das Material für die formende Tätigkeit der sich gleichwertig gegenüberstehenden männlichen und weiblichen Kernanteile« darstelle (5, S. 360). Daraus ergäbe sich dann die Folgerung den Kern als den alleinigen Träger der Vererbungssubstanz aufzufassen.

In weiterer Verfolgung dieser Annahme ist man bekanntlich so weit gegangen, auch die einzelnen Chromosomen als mit wichtigen qualitativen Erbverschiedenheiten ausgestattete Individuen hinzustellen. Wie wenig Berechtigung hierzu vorliegt, hat FICK in einer jüngst erschienenen Kritik der einschlägigen Literatur gezeigt und mit Recht betont, daß »die Frage der Mitwirkung des Protoplasmas bei der Vererbung ... auch heute noch eine offene« ist[1]).

Es besteht bei dieser Sachlage kein zureichender Grund, die Vorgänge bei der Befruchtung und die Resultate der Bastardierungsversuche als Tatsachen aufzufassen, welche gegen jene Anschauungen über die Rolle des Protoplasmas bei der Entwicklung sprechen, zu denen uns neuere Versuche hindrängen. Diese Versuche sprechen unzweideutig dafür, daß zum mindesten gewisse Organdifferenzierungen wesentlich vom Protoplasma des Eies abhängig sind. Sicherlich fällt dem Kerne eine sehr wichtige, zum Teil sogar die entscheidende Rolle bei der Vererbung und bei der Differenzierung des Baumaterials für den embryonalen Körper zu. Da die Annahme nicht notwendig erscheint und es auch noch fraglich ist, ob diese Rolle speziell nur an die Chromosomen gebunden ist, so ist es richtiger, diese Funktion dem Kerne zuzuschreiben, weil und insofern er lebendes Protoplasma besitzt. In dem gleichen Sinne aber muß dann auch dem Ei-Protoplasma die Rolle als eines Trägers von Vererbungssubstanzen zugestanden werden, wenn diese Rolle auch, dem Kerne gegenüber, eine beschränkte ist, und ihrem Grade nach bei verschiedenen Arten sehr verschieden stark ausgebildet sein dürfte.

Prag, anatomisches Institut.

[1]) Schon die Berücksichtigung der morphologischen Verhältnisse bei den verschiedenen Arten des Befruchtungsvorganges hätte das einseitige Hervorheben der Bedeutung des Kernes für die Vererbung verhindern sollen. Ich selbst habe diese Anschauung nie geteilt und dem auch in einem kleinen Aufsatze über Befruchtung und Vererbung (Prager medizin. Wochenschr. 28. 1903) Ausdruck gegeben.

Literaturverzeichnis.

1) Born, J., Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anurenarten. Arch. f. Phys. 32. 1883.

2) —— Über die inneren Vorgänge bei der Bastardbefruchtung der Froscheier. Breslauer ärztl. Zeitschr. 1884.

3) Boveri, Th., Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München. 1889.

4) —— Über die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung. Arch. f. Entw.-Mech. 2. 1895.

5) —— Über den Einfluß der Samenzelle auf die Larvencharaktere der Echiniden. Arch. f. Entw.-Mech. 16. 1903.

6) —— Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve von Strongylocentrotus lividus. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. 14. 1901.

7) Driesch, H., Über rein mütterliche Charaktere an Bastardlarven von Echinodermen. Arch. f. Entw.-Mech. 7. 1898.

8) —— Über Seeigelbastarde. Ebendas. 16. 1903.

9) Dungern, E., Neue Versuche zur Physiologie der Befruchtung. Zeitschr. f. allgem. Phys. 1. 1902.

10) Fick, R., Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduction und Vererbung. Arch. f. Anatomie. 1905. Supplem.

11) Fischel, A., Über vitale Färbung von Echinodermeneiern während ihrer Entwicklung. Anatom. Hefte. H. 37. 1899.

12) —— Untersuchungen über vitale Färbung. Ebendas. H. 52. 1901.

13) —— Entwicklung und Organdifferenzierung. Arch. f. Entwickl.-Mech. 15. 1903.

14) Garbowski, T., Über die Polarität des Seeigeleies. Bull. de l'acad. de sc. de Cracovie. 1905.

15) Godlewski, E., Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. Arch. f. Entw.-Mech. 20. 1906.

16) Hammar, J. A., Über einen primären Zusammenhang zwischen den Furchungszellen eines Seeigeleies. Arch. f. mikrosk. Anat. 47. 1896.

17) —— Über eine allgemein vorkommende primäre Protoplasmaverbindung zwischen den Blastomeren. Ebendas. 49. 1897.

18) —— Ist die Verbindung zwischen den Blastomeren wirklich protoplasmatisch oder primär? Ebendas. 55. 1900.

19) Herbst, C., Vererbungsstudien. I—III. Arch. f. Entw.-Mech. 21. 1906.

20) Hertwig, O. und R., Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 19. 1886.

21) Loeb, J., Beiträge zur Entwicklungsmechanik der aus einem Ei entstandenen Doppelbildungen. Arch. f. Entw.-Mech. 1. 1895.

22) Morgan, T. H., The fertilization of non-nucleated fragments of Echinoderm eggs. Arch. f. Entw.-Mech. 2. 1895.

23) Peter, K., Der Grad der Beschleunigung tierischer Entwicklung durch erhöhte Temperatur. Arch. f. Entw.-Mech. 20. 1905.

24) Pflüger, C. W., Die Bastarderzeugung bei den Batrachiern. Arch. f. Phys. 29. 1882.

25) PFLÜGER, C. W., Untersuchungen über Bastardierung der anuren Batrachier und die Prinzipien der Zeugung. Ebendas. 32. 1883.

26) SEELIGER, O., Gibt es geschlechtlich erzeugte Organismen ohne mütterliche Eigenschaften? Arch. f. Entw.-Mech. 1. 1894.

27) —— Bemerkungen über Bastardlarven der Seeigel. Ebendas. 3. 1896.

28) STEINBRÜCK, H., Über die Bastardbildung bei Strongylocentrotus lividus ♂ und Sphaerechinus granularis ♀. Arch. f. Entw.-Mech. 14. 1902.

29) VERNON, H. M., Cross fertilization among Echinoids. Arch. f. Entw.-Mech. 9. 1900.

Zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen.

I. Zur Mechanik der Zellteilung.
II. Versuche mit vitaler Färbung.

Von

Alfred Fischel.

(Mit Unterstützung der Gesellschaft zur Förderung deutscher Wissenschaft, Kunst und Literatur in Böhmen.)

Mit 10 Figuren im Text.

Eingegangen am 23. Juli 1906.

Unter dem obigen allgemeinen Titel soll hier eine Reihe von Beobachtungen mitgeteilt werden, die ich zu Ostern 1906 an der zoologischen Station in Villefranche s. m. an den Eiern und Samenzellen von *Arbacia pustulosa*, *Echinus brevispinosus* (s. *Sphaerechinus granularis*) und *Strongylocentrotus lividus* anstellen konnte.

Sie betreffen eigenartige Veränderungen der Samenzellen nach chemischen oder physikalischen Einwirkungen; die Darstellbarkeit und das Schicksal granulaartiger Elemente im Echinodermenei; Art und Rolle des Pigmentes in Echinodermenkeimen, sowie endlich die Bedeutung von Ortsveränderungen der Granula und Pigmentkörnchen für die Erkenntnis der Mechanik der Zellteilung.

Diese verschiedenartigen Beobachtungen sollen im Nachfolgenden in zwei gesonderten Abschnitten näher erörtert werden, deren Titel nur als Hinweis auf jenes Moment gelten mag, das die jeweils besprochenen Tatsachen miteinander verknüpft.

I. Zur Mechanik der Zellteilung.

Mit Hilfe der vitalen Färbung lassen sich, wie ich vor einigen Jahren mitteilte[1]), in den Eiern von *Echinus microtuberculatus* Granula zur Anschauung bringen, die in einer bestimmten Beziehung zum

[1]) A. Fischel, Über vitale Färbung von Echinodermeneiern während ihrer Entwicklung. Anatom. Hefte. H. 37. 1899.

Kernteilungsvorgange stehen. Die bis dahin gleichmäßig im Zellleib verteilten Körnchen rücken nämlich beim Beginne der Kernteilung an die Kernzone heran, führen deren Gestaltänderungen entsprechende Bewegungen aus, um sich nach vollzogener Zellteilung wiederum gleichmäßig im Zellleib der neu entstandenen beiden Tochterzellen zu zerstreuen.

Diese nur mit Hilfe der vitalen Färbung sichtbar werdenden Körnchen beweisen durch ihr eigenartiges Verhalten, daß die Zellteilung mit Änderungen der physikalischen Beschaffenheit der einzelnen Zonen des Zellleibes verknüpft ist. Im Sinne seiner Anschauungen über die Mechanik der Lebenserscheinungen der Zelle erklärt RHUMBLER[1]) diese Bewegungen als Folgen von Druckdifferenzen im Wabenwerk des Hyaloplasmagerüstes, wie sie durch Verdichtungscentren (Attraktionssphäre der Zellen) hervorgerufen werden.

Neue, in Villefranche s. m. ausgeführte Versuche lehrten mich, daß sich die gleiche Erscheinung in besonders deutlicher Weise auch an Eiern von *Echinus brevispinosus* feststellen läßt. Es ist wohl sehr wahrscheinlich, daß alle oder alle pigmentfreien Echinodermeneier derartige Granula besitzen.

Bei den erwähnten beiden Seeigelarten schufen wir uns durch die Färbung der Granula künstliche Marken zur Ersichtlichmachung der Veränderungen im Protoplasma. Die Frage liegt nahe, ob nicht auch die natürlich gefärbten Granula, welche gewisse Seeigeleier in Gestalt von Pigmentkörnchen in sich bergen, dieselben Bewegungen ausführen und uns so, ohne Kunsthilfe, jene Konsistenzänderungen im Protoplasma zur Anschauung bringen.

Ich habe die Furchung zweier pigmentierter Eiarten daraufhin untersucht, nämlich die Eier von *Strongylocentrotus lividus* und *Arbacia pustulosa.*

Von dem ersterwähnten Ei ist es durch SELENKA[2]) und genauer durch BOVERI[3]) bekannt geworden, daß es Pigment, und zwar in einer ganz bestimmten Zone enthält. Eben dieses Gebundensein des Pigmentes an eine bestimmte Eizone ist wohl die Ursache, daß während der

---

[1]) L. RHUMBLER, Physikalische Analyse der Lebenserscheinungen der Zelle. II. Mechanik der Abrückung von Zelleinlagerungen aus Verdichtungscentren der Zelle (im Anschluß an FISCHELS Vitalfärbungen von Echinodermeneiern und BÜTSCHLIS Gelatinespindeln erläutert). Arch. f. Entw.-Mech. 9. 1899.

[2]) Nach GARBOWSKI, Über die Polarität des Seeigeleies. Bullet. de l'acad. des scienc. de Cracovie. 1905. Nach ihm soll man auch statt *Strongylocentrotus* — *Paracentrotus lividus* (Lmk.) schreiben.

[3]) TH. BOVERI, Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve von *Strongylocentrotus liridus.* Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. 14. 1901.

ersten Furchungsteilungen keine den geschilderten Bewegungen der Farbgranula analogen Stellungsänderungen der Pigmentkörnchen nachweisbar sind. Das Pigment wird später auf ganz bestimmte Blastomeren verteilt. Wenn man diese genauer untersucht, so zeigt es sich wohl, daß die Pigmentkörnchen im Ruhezustande der Zellen gleichmäßiger im Zellleib verteilt sind, doch eine Konzentration derselben um den Kern zurzeit seiner Teilung läßt sich nicht deutlich nachweisen.

Sehr reich an Pigment ist das Ei von *Arbacia pustulosa*. Es erscheint infolgedessen rotbraun gefärbt, allerdings in verschiedener Stärke. Diese reiche Einlagerung von Pigmentkörnchen ist für die Untersuchung sehr ungünstig.

In dem ruhenden *Arbacia*-Ei ist das Pigment zwar im ganzen Zellleib abgelagert, doch nicht überall gleichmäßig verteilt, insofern, als sich an der Peripherie und unmittelbar um die Kernzone mehr Körnchen vorfinden als in der Zwischenregion; die Rinde des Eies enthält am meisten Pigment.

Im Verlaufe der Furchung lassen sich nun Bewegungserscheinungen der Pigmentkörnchen, ähnlich denen der vital gefärbten Granula, nachweisen. Allerdings kann man sie nicht bei jedem Ei und nicht mit gleicher Deutlichkeit wahrnehmen; nicht bloß aus dem Grunde, weil eine entsprechende Untersuchung der reich pigmentierten Eier Schwierigkeiten bereitet, sondern auch deshalb, weil diese Bewegungen nicht bei allen Eiern in gleich ausgiebiger Weise erfolgen, ja bei vielen vielleicht überhaupt nicht stattfinden. In einzelnen Fällen lassen sich jedoch die nachfolgend geschilderten Bewegungserscheinungen mit aller Schärfe wahrnehmen.

Schon beim Durchschneiden der ersten Furche bildet sich wiederholt neben ihr ein dunkler Pigmenstreifen aus, dem ein zweiter, peripherischer entpricht; die mittlere, die Tochterkerne bergende Zone erscheint sehr hell, da sie jetzt nur wenige Pigmentkörnchen enthält. Diese Erscheinungen gehen jedoch bei der ersten Furchungsteilung sehr rasch vorüber, alsbald breitet sich das Pigment ziemlich gleichmäßig im Zellleib der neu entstandenen ersten zwei Blastomeren aus. Während der Furchungsteilungen zeichnet sich die Rinde der Blastomeren ganz besonders durch ihre dunkle Farbe aus. Schneiden die Furchen durch, so erscheinen die sie begrenzenden Ränder dunkelbraun bis tiefschwarz; an den einander zugekehrten Flächen der neu entstandenen Blastomeren findet offenbar die stärkste Konzentration von Pigment statt.

Sehr bedeutend sind die Breitenänderungen des Spaltes zwischen den neu entstehenden Blastomeren. Diese weichen nämlich nach beendetér Furchungsteilung stets weit auseinander, um sich später wieder, fast bis zur direkten Berührung zu nähern. Zwei dieser Stadien der ersten Furche sind in den beistehenden Figuren wiedergegeben. — Während der Annäherung der Blastomeren bildet sich an einer Stelle ihrer einander zugekehrten Flächen öfters eine starke

Fig. 1.

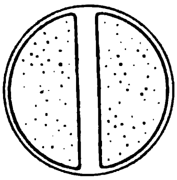
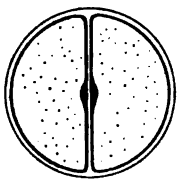


Fig. 2.



Pigmentanhäufung aus (Fig. 2), die später wieder verschwinden kann. Von dieser Stelle aus schneidet später die zweite Furche ein. —

Sehr deutlich sind die Bewegungen der Pigmentkörnchen während der zweiten Furchungsteilung wahrzunehmen. In einiger Entfernung von der ersten Furche bildet sich in den beiden ersten Blastomeren ein breiter, dunkler Pigmentstreifen aus, der parallel zur ersten Furche zieht (Fig. 3). Senkrecht zu ihm verläuft ein zweiter, ganz schmaler

Fig. 3.

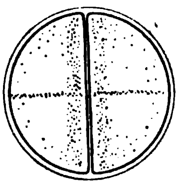
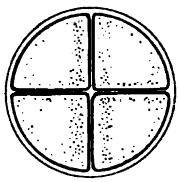


Fig. 4.



Pigmentstreifen, durch welchen alsbald die zweite Furche einschneidet, so daß das in Fig. 4 wiedergegebene Bild resultiert. Es ist wohl zu beachten, daß dieser Streif nicht durch die ganze Breite der Blastomeren hindurchzieht; in der Region der Kerne ist er vielmehr durchbrochen; die gezeichneten Bilder entsprechen also der Einstellung auf die Peripherie der Blastomeren.

Bald nach vollzogener Vierteilung des Eies wird nun die Anordnung der Pigmentstreifen geändert. Die der ersten Furche parallel verlaufenden Pigmentstreifen hellen sich zunächst in ihrer Mitte auf (Fig. 5); von ihrem centralen und peripherischen Ende aus fließen die

Pigmentkörnchen in die Peripherie und in die der zweiten Furche benachbarte Region der vier Blastomeren. So entsteht jetzt ein breiter Pigmentstreif, der parallel zur zweiten Furche hinzieht, ein schmaler Pigmentring an der Außenfläche und ein dichter Pigmenthaufen an einer Kuppe jeder Blastomere (Fig. 5). Man erkennt leicht, daß bei dieser Anordnung die Kernzonen von den Pigmentkörnchen umhüllt werden, während die peripherischen Teile der Blastomeren nur sehr wenige Pigmentkörnchen enthalten. Die Konzentration des Pigmentes um den Kern kann jedoch in einzelnen Fällen einen bedeutenderen Grad erreichen als in Fig. 5; es ist das besonders deutlich bei Betrachtung der Blastomeren von der Seite her zu erkennen. Ein solches Bild ist beistehend (Fig. 6) wiedergegeben. Jeder Kern ist von einem dunklen Pigmentkörnchenhofe umgeben, um den sich nur relativ wenige Pigmentkörner im Zellleib verteilt finden. Dieses, bei *Arbacia* sehr rasch vorübergehende und einem Zustande der fast gleichmäßigen Verteilung des Pigmentes im Zellkörper Platz machende Stadium entspricht nahezu völlig einem Bilde, das man bei pigmentfreien Echinodermeneiern mit Hilfe der Granulafärbung ersichtlich machen kann (vgl. die Fig. 2, 7 u. 12 meiner oben zitierten Arbeit). Im übrigen aber entsprechen die Bewegungen der Körnchen nicht völlig denen der vital gefärbten Granula, wie aus einem Vergleiche der diesem Aufsatze beigegebenen Figuren mit jenen meiner früheren Arbeit hervorgeht. Für die Pigmentgranula des *Arbacia*-Eies ist insbesondere der in Fig. 3 und 4 sichtbare Pigmentstreif neben den Furchen charakteristisch. Er ist auch in späteren Furchungsstadien sehr deutlich sichtbar und liefert bei ihnen allein Zeugnis von den Pigmentverschiebungen, da die übrigen Unterschiede in der Pigmentverteilung oft zu gering sind, um deutlich in die Erscheinung zu treten. Man erhält dann in diesen späten Stadien ein eigenartiges Bild: In einer bestimmten Furchungsphase enthält jede Zelle in der Nähe der Teilungsebene einen breiten Streifen dunklen Pigmentes, während in dem restlichen Teile des Zellkörpers unregelmäßig verteilte Pigmentkörnchen liegen.

Fig. 5.

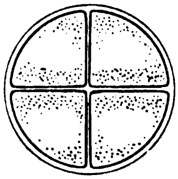
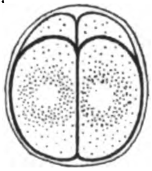


Fig. 6.



Trotz des erwähnten Unterschiedes des Verhaltens des *Echinus*- und des *Arbacia*-Eies wird wohl die Ursache der Ortsveränderung der vital färbbaren Granula und der Pigmentkörnchen dieselbe sein. Stehen

doch auch beide mit dem Zellteilungsvorgange in innigster Verknüpfung. Wir können in diesen Bewegungen der Granula und des Pigmentes den sichtbaren Ausdruck von während der Zellteilung sich ausbildenden Druckdifferenzen im Zellleib erblicken; diese bedingen es, daß die in der Zelle eingeschlossenen Körnchen aus den Gegenden höheren Druckes fortrücken, wenn sie in ihnen nicht durch besondere Adhäsionskräfte festgehalten werden. Ganz analoge Erscheinungen kann man auch in Amphibieneiern beim Eindringen der Samenzelle und während ihrer Furchung nachweisen. RHUMBLER[1]) hat bereits auf sie hingewiesen und sie in dem obigen Sinne gedeutet.

Wie die vital färbbaren Granula im *Echinus*-Ei eine künstliche, liefern uns also die Pigmentkörner im *Arbacia*-Ei eine natürliche Marke für das Erkennen der im Zellleib sich ausbildenden Druckdifferenzen. Mit Hilfe dieser Marken wird man die Ausbildung solcher Druckdifferenzen auch bei andern Objekten ermitteln können. Selbst an Schnittbildern fixierter Objekte wird dies unter Umständen möglich sein. So bildet KOSTANECKI[2]) in seinen Fig. 77—80 Stadien der Eiteilung von *Mactra* (Mollusce) ab, die beweisen (insbesondere Fig. 80), daß auch bei diesem Objekte eine Körnchenbewegung stattfindet, die im Prinzipe der hier vom Echinodermenei beschriebenen analog ist. Da zwei so differente Eiarten das gleiche Phänomen aufweisen, so ist wohl die Vermutung nicht unberechtigt, daß hier eine allgemein vorkommende Erscheinung vorliegt, d. h. also, daß es bei der Zellteilung infolge von im Zellleibe entstehenden Druckdifferenzen zu Ortsveränderungen der in der Zelle abgelagerten Körnchen kommt. Die Art dieser Ortsveränderungen wird, wie schon aus dem verschiedenen Verhalten der hier besprochenen Fälle hervorgeht, bei den verschiedenen Eiarten und Zellen eine verschiedene, die Orte der Körnchenanhäufung werden also nicht überall die gleichen sein. Wie die Art wird auch der Grad[3]) der bei der Zellteilung sich ausbildenden Druckdifferenzen bei verschiedenen Zellarten ein sehr verschiedener sein. —

---

[1]) L. RHUMBLER, Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. III. Mechanik der Pigmentzusammenhäufungen in den Embryonalzellen der Amphibieneier. Arch. f. Entw.-Mech. 9. 1899.

[2]) K. KOSTANECKI, Cytologische Studien an künstlich sich entwickelnden Eiern von *Mactra*. Arch. f. mikrosk. Anat. 64. 1904.

[3]) Letzterer kann auch bei derselben Zellart — so bei *Arbacia*-Eiern — variieren und daher die Deutlichkeit der Körnchenbewegung beeinflussen.

Eigenartig ist beim *Arbacia*-Ei auch das Verhalten seiner Rindenschicht. Während der Teilungen erscheint sie breit und dunkel pigmentiert, nach beendeter Teilung dagegen ist sie in den einzelnen Blastomeren schmal und von hellerem Farbentone. Es muß also auch hier zu einer, und zwar hochgradigen Pigmentkonzentration kommen, die am mächtigsten an den Teilungsflächen der Blastomeren hervortritt. —

Bei der vierten Furchungsteilung werden an dem einen Pole des Echinodermeneies kleine Zellen, die sog. Mikromeren, abgegliedert. Beim *Arbacia*-Ei enthalten sie, im Gegensatze zu den übrigen Furchungszellen, nur wenige Pigmentkörnchen. Ihre Entstehung ist mit einer bedeutenden Verschiebung des Pigmentes verknüpft. Betrachtet man in diesem Stadium den Mikromerenpol des Eies, so sieht man, wie

Fig. 7.

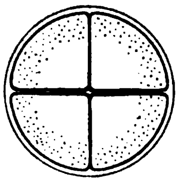
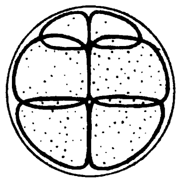


Fig. 8.



die Pigmentkörnchen von diesem Pole abrücken, bis das in Fig. 7 dargestellte Bild entsteht. Die so entstandenen, im Gegensatze zu dem übrigen Teile der Blastomeren nahezu pigmentfreien Zellkuppen werden hierauf abgeschnürt und stellen die Mikromeren dar; ihr Pigmentmangel gegenüber den übrigen Blastomeren tritt am besten bei Betrachtung des Keimes von der Seite her (Fig. 8) zutage.

Während also bei den zur Entstehung gleich großer Tochterzellen führenden Zellteilungen die Pigmentverschiebungen in der Weise erfolgen, daß jede der neu entstandenen Zellen die gleiche Menge Pigmentes erhält, werden den Mikromeren nur wenige Pigmentkörnchen zugeteilt. Die bei der Entstehung der Mikromeren sich ausbildenden Druckdifferenzen sind also lokal und graduell andre als jene der übrigen Furchungsteilungen. Die Zonen, an welchen die Mikromeren sich bilden, stellen, nach der früher erwähnten Annahme, die Orte maximalen Druckes in den Mutterzellen der Mikromeren dar, während der Druck in den übrigen Teilen dieser Mutterzellen ein relativ sehr geringer ist, weshalb auch die Pigmentkörnchen in sie abströmen. Die Bildung der Mikromeren ist also begleitet, wohl auch wesentlich verursacht durch hochgradige, zwischen ungleich

großen Abschnitten des Zellleibes sich ausbildende Druckdifferenzen[1]); wir können hieraus schließen, daß inäquale Teilungen, im Gegensatze zu den äqualen, durch diese Art von Druckdifferenzen charakterisiert sind.

Was das Schicksal der Pigmentkörnchen während der späteren Entwicklung des *Arbacia*-Eies betrifft, so ist hervorzuheben, daß eine Vermehrung derselben nicht stattfindet. Das Eipigment wird durch die Furchung auf die einzelnen Blastomeren verteilt und hierdurch eine Aufhellung des Keimes verursacht. Diese Aufhellung ist schon im Vierzellenstadium augenfällig, schon da lassen sich die einzelnen Regionen der Blastomeren viel besser mikroskopisch durchmustern als jene des ungeteilten Eies. In der Blastula finden sich die Pigmentkörnchen im freien (d. h. äußeren) Teile der Zellen, ihr innerer, der Blastulahöhle zugekehrter Teil erscheint hellgelb, pigmentfrei[2]). Eine stärkere Anhäufung von Pigmentkörnchen tritt dann in der Region der Darminvaginationsstelle ein. Lebhaft gefärbt ist demgemäß auch die freie, der Darmhöhle zugekehrte Partie der Entodermzellen. Sehr wenige, oft nur ein bis zwei Pigmentkörnchen sind in den Mesenchymzellen abgelagert; sie sitzen zumeist an den Abgangsstellen der Fortsätze vom Zellkörper. — Durch die Aufteilung des Eipigmentes auf die einzelnen Zellen des Keimes erscheint dieser in den späten Stadien dem Ei gegenüber in so auffälliger Weise heller, fast pigmentlos, daß man sich der Vermutung nicht enthalten kann, es finde bei der Entwicklung nicht nur keine Vermehrung, sondern geradezu eine Verminderung des Pigmentes statt. Es ist in dieser Hinsicht besonders wichtig, daß man in späteren Stadien nicht allzu selten auf ganz albinotische Larven stößt, während man schwach pigmentierte Eier nur sehr selten findet; pigmentfreie Eier habe ich überhaupt niemals gefunden[3]) und ich muß daher wenigstens für viele

---

[1]) Auf solche Druckdifferenzen ist vielleicht auch die sog. Ballung des Pigmentes bei Reizung der Pigmentzellen zurückzuführen. Der Reiz führt, so kann man sich vorstellen, dazu, daß in den Fortsätzen der Pigmentzelle ein höherer Druck entsteht. Infolgedessen wandern die Pigmentkörnchen aus den Fortsätzen gegen das Centrum der Zelle, um nach Ausgleich der Druckdifferenz wieder in die Fortsätze zurückzuströmen.

[2]) Bei Formolzusatz färben sich die Zellen, namentlich ihr innerer (basaler) Abschnitt, violett; die Pigmentkörnchen bleiben hierbei unverändert.

[3]) Boveri fand einmal ein pigmentloses *Strongylocentrotus*-Ei; ich habe deren viele gesehen. Die Entwicklung verlief vollkommen normal. An der gleichen Eiart konnte Garbowski normale Entwicklung trotz Verschiedenheit der Pigmentverhältnisse konstatieren. Diese Tatsachen, sowie das Vorkommen von

der albinotischen Larven die Rückbildung des Pigmentes während der Furchung für sehr wahrscheinlich halten. — Unabhängig von dem originären Pigment des Eies entwickelt sich später (etwa am dritten Tage) jenes der Chromatophoren. Diese Zellen können auch in Larven zur Ausbildung kommen, deren Ectodermzellen wenige oder keine Pigmentkörnchen enthalten; sie können auch — bei den albinotischen Keimen — gänzlich fehlen.

Auch beim *Strongylocentrotus*-Ei verhält sich das Pigment des Eies in der soeben geschilderten Weise: Es erfährt keine Vermehrung während der Entwicklung und steht zu dem der Chromatophoren in keiner direkten genetischen Beziehung. Daß es bei der Furchung bestimmten Blastomeren zugewiesen wird, hat bereits Boveri näher geschildert. Seine Lagerstätte ist auch hier die freie Zellseite. — So reich pigmentierte Eier, wie sie Boveri zeichnet, wird man allerdings wohl sehr selten auffinden können. Im Gastrulastadium erscheint der Keim so pigmentarm (ist übrigens in vielen Fällen direkt pigmentfrei, wie auch schon viele Eier), daß man auch hier den Eindruck erhält, als ob nicht bloß eine Verteilung des Eipigmentes auf viele Zellen, sondern direkt eine Verminderung desselben statthat.

Das Ei von *Echinus brevispinosus* ist pigmentfrei. Vom Gastrulastadium ab kann man aber in einzelnen Ectodermzellen, ganz unregelmäßig auf der Larvenoberfläche verteilt, gelblichrote Pigmentkörnchen in geringer Zahl nachweisen. Hier muß es also nachträglich zur Bildung von Pigment gekommen sein, der dann die Pigmentbildung in den Chromatophoren folgt.

Verschiebungen der Pigmentkörnchen habe ich in diesen späten Entwicklungsstadien nicht wahrnehmen können. Vielleicht deshalb nicht, weil die Zahl der Körnchen zu klein ist, oder die bei der Zellteilung sich ausbildenden Druckdifferenzen nicht so hochgradige sind, wie in den großen Zellen der ersten Furchungsstadien. Daß übrigens solche Verschiebungen auch in andersartigen und kleineren (oder pigmentreicheren) Zellen stattfinden, beweist die Beschreibung der Teilungsvorgänge an Pigmentzellen der Salamanderlarven von seiten Zimmermanns[1]) und der Ento- und Mesoblastzellen bei *Rana*-Embryonen von seiten Nusbaums[2]).

Albinos bei *Arbacia*, beweisen, daß das Pigment der Echinodermeneier keinen der morphogenetischen Stoffe des Eies darstellt.

1) K. W. Zimmermann, Über die Teilung der Pigmentzellen, speziell der verästelten intraepithelialen. Arch. f. mikrosk. Anat. 36. 1890.

2) J. Nusbaum, Über die Verteilung der Pigmentkörnchen bei der Karyokinese. Anatom. Anz. 8. 1893.

II. Versuche mit vitaler Färbung.

Dem bereits in meiner früheren Arbeit (1899) verfolgten Ziele: Mit Hilfe der Vitalfärbung verschiedenartige Granula im Ei zu ermitteln und ihre Aufteilung im Larvenkörper zu verfolgen, waren neuerliche Versuche gewidmet. Außer dem schon früher mit Erfolg verwendeten Neutralrot, wurden hierzu zwei Farbstoffe, die sich bei Versuchen an Amphibienlarven[1]) sehr bewährt hatten, benutzt, nämlich Nilblausulfat und Nilblauchlorhydrat.

Die mit Neutralrot gefärbten *Arbacia*-Eier lassen infolge ihres reichen Pigmentgehaltes, die Art der Granulafärbung nur undeutlich erkennen. Erst in späten Furchungsstadien und an der Blastula ist infolge der stattgefundenen Aufhellung des Keimes der Färbungseffekt sicher erkennbar. In den Blastulazellen erscheint dann nur die Kernzone ungefärbt, weil ja bei der vitalen Färbung kein Farbstoff vom Kerne aufgenommen wird. Der Zellleib dagegen erweist sich als diffus zartrot gefärbt und die in der äußeren Zellpartie gelegenen Pigmentkörner erscheinen auf diesem Hintergrunde dunkelrot. Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man im äußeren Zellabschnitt, daß die Färbung des Zellleibes durch Granula verursacht wird, die dicht nebeneinander liegen; sie haben den Farbstoff in sehr verschiedenem Grade an sich gezogen, einzelne sind überhaupt ungefärbt geblieben. Da sich dieses verschiedenartige Verhalten der Granula bei verschiedenen Kulturen und bei verschiedensten Färbungsintensitäten stets einstellt, ist zu vermuten, daß ihm eine qualitative Verschiedenheit der Granula entspricht. — Es ist übrigens, bei der Ungunst der Verhältnisse für eine mikroskopische Untersuchung des lebenden *Arbacia*-Keimes, nicht möglich, zu ermitteln, ob auch der der Blastulahöhle zugekehrte, also innere Abschnitt der Zellen Granula enthält, oder ob er, ähnlich wie bei *Sphaerechinus*, nur diffus gefärbt ist. — Am ungefärbten Keime ist es nicht möglich, die Granula zu sehen, sie treten erst durch die Vitalfärbung hervor. — Ebenso lassen sich später spärliche Granula in den Mesenchym- und Darmzellen erkennen.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Zellen der *Strongylocentrotus*-Blastula. Hier liegen gleichfalls Granula in der äußeren Hälfte der Zellen, doch sind sie viel kleiner als die von *Arbacia*; diese Zellzone erscheint hier wie mit feinsten roten Körnchen bestäubt; der

[1]) A. Fischel, Untersuchungen über vitale Färbung. Anatom. Hefte. H. 52/3 1901.

innere Zellabschnitt ist entweder überhaupt nicht, oder nur schwach, diffus, gefärbt. — Später treten auch in den Mesenchym- und in den Darmzellen Granula auf; in den ersteren finden sich nur wenige, oft nur ein bis zwei sehr kleine hellrote Körnchen, die zumeist an den Abgangsstellen der Fortsätze vom Zellkörper liegen. Die Darmzellen sind zumeist nur diffus gefärbt, einzelne enthalten auch feinste Granula. — Von besonderem Interesse aber ist das Verhalten der Pigmentzellen der Pluteuslarven. Während das aus der Eizelle stammende und allmählich auf die Keimzellen verteilte Pigment die vitalen Farbstoffe entweder überhaupt nicht, oder jedenfalls nicht in auffälligem Grade annimmt, zieht das erst sekundär im Keime entstandene Pigment der Chromatophoren sehr intensiv die Farbstoffe an sich, verändert infolgedessen seine (ursprünglich rötlichgelbe) Farbe, so daß diese Zellen, bei starker Tinktion, sogar tief blauschwarz erscheinen können. Färbt man die Larven nur ganz schwach und setzt sie dann in reines Seewasser, so werden die meisten Granula nach einiger Zeit farblos; die Pigmentkörner der Chromatophoren aber behalten den Farbstoff bei und erscheinen jetzt dunkelviolett, im Gegensatze zu dem lichten Gelbrot der übrigen, direkt von der Eizelle stammenden Pigmentkörnchen. Diese Färbung der Chromatophoren hält an, sie werden sogar zumeist noch infolge Metachromasie des Farbstoffes dunkler, während alle andern Teile der Larven — bis auf den zartrosa gefärbt bleibenden Darm — den Farbstoff gänzlich abgegeben haben. Dieses Verhalten bekundet einen scharfen chemischen Unterschied zwischen den Pigmentkörnchen der Chromatophoren einer- und den übrigen Pigment- und Zellgranulis anderseits. Solche Plutei gewähren ein ganz eigenartiges Bild: Aus dem Inneren des Larvenkörpers leuchtet der rötlich tingierte Darm hervor, während mehr nach außen hin die dunkelvioletten bis tief schwarzen Chromatophoren sich scharf von dem im übrigen ungefärbten Larvenkörper herausheben. —

Im Gegensatze zu den Blastulazellen von *Strongylocentrotus* nehmen diejenigen von *Echinus brevispinosus* gerade mit ihrer Innenpartie das Neutralrot begierig auf. Diese diffus gefärbte Zone reicht bis an den Kern, der selbst von einer Schicht feinster rot gefärbter Granula umgeben ist, heran. In der äußeren (freien) Zellseite treten ziemlich regelmäßig gereihte, größere Neutralrotgranula zutage. — Bei den Pluteis enthalten die Mesenchymzellen entweder gar keine, oder nur sehr wenige Farbgranula; die Darmzellen besitzen solche in ihrer Außenzone. — Im Gegensatze zu den beiden andern Eiarten

nehmen die Pigmentkörnchen, die sich, unregelmäßig verstreut und in spärlicher Zahl, in den Ectodermzellen vorfinden, gleich denen der Chromatophoren, den Farbstoff an. Diese Pigmentkörner sind aber, wie diejenigen der Chromatophoren und im Gegensatze zu jenen der beiden andern Keimarten, erst sekundär im Keime entstanden, da ja das *Echinus*-Ei selbst nicht pigmentiert ist. — Während also die aus der Eizelle selbst stammenden Pigmentkörner vom Farbstoffe nicht beeinflußt werden, ziehen ihn die sekundär im Keime entstandenen an sich. Der genetischen Verschiedenheit entpricht offenbar auch eine chemische. —

Über die Natur der mit Neutralrot sichtbar werdenden Granula läßt sich zwar ein absolut sicheres Urteil nicht angeben. Bedenkt man aber, daß sie nicht nur in einer für jede Eiart spezifischen Weise ausgebildet sind und vor allem, daß sie auch bei wochenlanger[1]) Beobachtung keinerlei erkennbare Veränderung aufweisen, so wird man wohl davon Abstand nehmen, sie für Zersetzungsprodukte, Excrete oder sonstige ihrem Vorkommen und ihrer Ausbildung nach variirende Bestandteile der Zellen zu halten. Ich bin vielmehr der Ansicht, daß in ihnen, wie auch noch in andern Granulaarten[2]), Gebilde von vitaler Bedeutung, Elementarorgane der Zelle, wenn auch keine Elementarorganismen im Sinne ALTMANNS, vorliegen.

Bei den Echinodermen findet eine Vermehrung dieser Granula während der Eifurchung nicht, oder wenigstens nicht in erheblichem Grade statt; die in der Eizelle vorhandenen Granula werden nur auf die einzelnen Furchungszellen aufgeteilt. Später dagegen muß es zur Neubildung von Granulis kommen, da die Zahl der z. B. im Gastrulastadium vorhandenen Granula gewiß größer ist als jene in der Eizelle. —

Während, wie erwähnt, Nilblauchlorhydrat und Nilblausulfat bei Amphibienlarven gute Resultate lieferten, erwiesen sich diese beiden Farbstoffe Echinodermeneiern gegenüber als minder brauchbar. Beide Farben schädigen die Eier, allerdings in sehr verschiedener Weise.

Die Schädlichkeit des Nilblauchlorhydrates gibt sich nur in einer Verzögerung des Entwicklungsverlaufes zu erkennen, im übrigen aber können sich trotz dieser Färbung normale Plutei ent-

[1]) Ich habe gefärbte Larven bis zum 17. Tage beobachtet. Seeigellarven entwickeln sich bekanntlich im Aquariumwasser nach Erreichung eines gewissen Stadiums nicht weiter.

[2]) Man vergleiche hierüber meine oben zitierte Arbeit aus dem Jahre 1901, S. 487 u. f.

wickeln. Legt man *Strongylocentrotus*-Eier sofort nach erfolgter Befruchtung in eine schwache Lösung des Farbstoffes, so treten um den Kern — und nur um ihn herum — kleine Granula in geringer Zahl auf. Diese blauen Granula umgeben auch die Kerne der Blastulazellen, finden sich aber in größerer Zahl nur an dem vegetativen Pole der Blastula vor. Im Pluteusstadium besitzen alle Zellen solche Granula, aber in ungleich geringerer Anzahl als bei Neutralrot. Sie liegen in den Ectodermzellen in deren äußerer, in den Entodermzellen in deren innerer Zone. Auch ist eine diffuse Färbung des ganzen Keimes vorhanden. Die chemische Besonderheit der Pigmentkörner der Chromatophoren gibt sich auch hier zu erkennen: Sie haben den Farbstoff gierig an sich gezogen, und erscheinen jetzt schwarz gefärbt. — Ähnlich sind die Verhältnisse bei *Sphaerechinus granularis*. Die innere Zone der vegetativen Zellen der Blastula ist bei diesen Keimen diffus blau gefärbt.

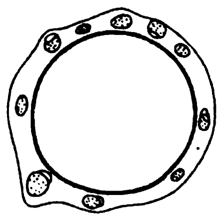
Verglichen mit den Neutralrotgranulis unterscheiden sich die mit Nilblauchlorhydrat darstellbaren Granula nach Zahl und Anordnung sehr wesentlich und stellen daher eine andre Granulaart dar. —

Während das Nilblauchlorhydrat den Entwicklungsgang der Seeigeleier nur verlangsamt, findet in Lösungen von Nilblausulfat überhaupt keine Weiterentwicklung statt. Befruchtete oder schon in Furchung begriffene Eier sinken, in diese Lösung gebracht, auf den Boden der Glasgefäße nieder, legen sich dicht an denselben an, so daß man sie nur mit Gewalt von ihm abheben kann. Kommen sie nahe aneinander zu liegen, so verkleben sie miteinander. Die alsbald eintretende Trübung der Eier zeigt ihr Absterben an. Sie können sich hierbei diffus schwach blau färben.

Sehr interessant ist nun, daß alsbald nach erfolgtem Einlegen der Eier in die Lösung die Eimembran ihr Verhalten den Samenzellen gegenüber ändert. Normalerweise dringt bekanntlich, nach Eindringen der befruchtenden Spermie in das Ei, keine weitere Samenzelle durch die vom Ei abgehobene Membran mehr ein. Nach Einwirkung von Nilblausulfat dagegen passieren alsbald zahlreiche Samenzellen die Membran, um zwischen ihr und dem Ei — in das keine weitere Spermie eindringt — liegen zu bleiben. Sowohl die Membran, wie auch die Samenzellen erfahren hierbei tiefgreifende Veränderungen. Die erstere wird, im Gegensatze zur Norm, in ganz unregelmäßiger Weise vom Ei abgehoben, ihr Kontur verläuft stellenweise wellenförmig um das Ei; in den Wellentälern liegen die besonders hochgradig veränderten Spermien (Fig. 9). — Kopf und Mittel-

stück der durch die Membran getretenen Spermien sind in abnormer Weise gequollen, so daß diese Zellen jetzt als ungewöhnlich große Körper erscheinen, die aber als veränderte Spermien teils durch die Art ihrer Bestandteile, teils durch die Übergangsformen zwischen ihnen und normalen Samenzellen zu diagnostizieren sind. Jedes der zwischen Ei und Eimembran gelegenen Elemente setzt sich nämlich aus einem größeren, unregelmäßig geformten bei *Strongylocentrotus* (Fig. 9) stärker als bei *Echinus* granulierten und einem kleineren, ovalen, stark lichtbrechenden, nicht granulierten Gebilde zusammen; das erstere ist der Kopf, das letztere das Mittelstück der Spermie. In der beistehenden Figur erkennt man diese beiden Elemente ganz deutlich nur an jenen Spermien, welche dem Beobachter in entsprechender Weise zugewendet waren; an einzelnen Spermien ist nur der Kopf sichtbar. Bei der gewählten Vergrößerung (180/1) würden die normalen Spermien als kaum sichtbare Pünktchen zu zeichnen sein.

Fig. 9.



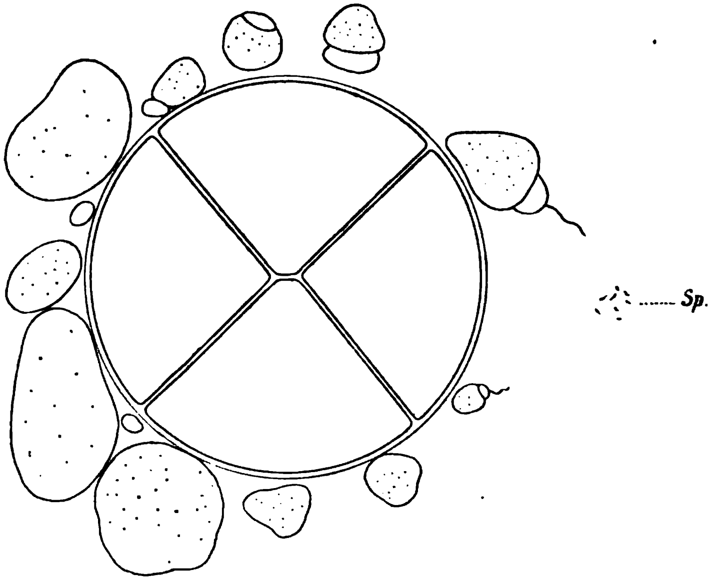
Die geschilderten Veränderungen der Eier und ihrer Membran, sowie das Durchlässigwerden der letzteren sind dem Nilblausulfat zuzuschreibende Wirkungen. Die Veränderungen der Spermien sind es nur indirekt; sie erfolgen erst nach dem Eindringen der Samenzellen unter die Eimembran, offenbar durch den Einfluß der hier vorhandenen Flüssigkeit.

Eine dem Wesen nach analoge, dem Grade nach aber erheblich bedeutendere Veränderung der Samenzellen konnte ich nun auch bei *Arbacia*, ohne Einwirkung eines fremden Agens, beobachten. Beim ersten Blick auf die umstehende Fig. 10 wird man die großen, ganz unregelmäßig gestalteten Gebilde, die um das in vier Zellen geteilte Ei liegen, gewiß nicht für Samenzellen halten, besonders wenn man die bei gleicher[1]) Vergrößerung (etwa 400/1) gezeichneten, in einiger Entfernung vom Ei liegenden, normalen Spermien (*Sp*) mit ihnen vergleicht. Betrachtet man aber einige dieser Gebilde näher, so kann man an ihnen sehr deutlich die eine Samenzelle charakterisierenden Bestandteile: Kopf, Mittelstück und Schwanz erkennen (in der Figur rechts). Bei entsprechender Einstellung kann man auch

[1]) In Wirklichkeit erscheinen diese Spermien noch etwas kleiner als in der Figur; sie wurden absichtlich ein wenig größer gezeichnet, da es sonst nicht möglich gewesen wäre, ihr charakteristisches Aussehen wiederzugeben.

an den übrigen, zum mindesten die beiden ersterwähnten Bestandteile nachweisen. Wie im früheren Falle, so erscheint auch hier der Kopf granuliert, das Mittelstück hellglänzend; gewöhnlich ist auch im Kopfe ein centraler, granulafreier, stärker lichtbrechender Abschnitt vorhanden. Diese Gebilde stellen also, trotz ihres verschiedenen Aussehens, sämtlich Spermien dar, die, wie ein Vergleich mit den unveränderten ergibt, geradezu ins Ungeheuerliche vergrößert sind, wobei namentlich ihr Kopfteil die bizarrsten Formen annimmt. Es gewährt einen eigenartigen Anblick, wie diese dicht aneinander

Fig. 10.



gepreßten, riesigen und formlosen Spermien überall das Ei umgeben (in der Figur ist nur ein kleiner Teil dieser Gebilde des betreffenden Präparates gezeichnet worden, um die Verhältnisse klarer darzustellen). An einzelnen Stellen sind sie miteinander zu unförmlichen Gebilden verschmolzen.

Es ist nun wohl zu beachten, daß sich derart veränderte Spermien nur in unmittelbarer Nachbarschaft der Eier vorfinden, während die von ihm entfernteren, wie in der Figur, unverändert bleiben. Es ist mir nicht möglich gewesen, die Ursache dieser Formveränderung der Spermien zu ermitteln. Die erste Beobachtung war eine zufällige: Normal befruchtete *Arbacia*-Eier befanden sich durch längere Zeit unter dem Deckglase auf einem Objektträger, ohne daß rechtzeitig Wasser

zugesetzt wurde; zwar befand sich im Momente der Beobachtung noch genügend Wasser unter dem Deckglase, doch mußte immerhin schon ein erheblicher Teil abgedunstet sein. In der Tat gelang es auch später einige Male — aber nicht immer — durch Wasserverlust die gleiche Erscheinung hervorzurufen. Die Deformation der Samenzellen hängt also wohl irgendwie mit diesem Wasserverluste zusammen. — Möglicherweise erklärt sich die Erscheinung damit, daß in die unmittelbar dem Ei anliegenden Samenzellen — und nur diese werden ja deformiert — eine aus dem Ei stammende Flüssigkeit dringt, die die kolossale Aufquellung derselben verursacht, ebenso wie die bei Nilblausulfatwirkung zwischen Eimembran und Ei eingedrungenen Samenzellen in der sie jetzt umgebenden Flüssigkeit eine Aufquellung erfahren. — Denkbar ist es auch, daß durch die obigen Versuchsbedingungen bloß eine Veränderung zu sichtbarem Ausdrucke gelangt, welche auch normalerweise jene Spermien erfahren, welche dem Ei unmittelbar anliegen. —

Die auffällige Erscheinung, daß das (aus derselben Quelle — Grübler — bezogene) Nilblausulfat bei früheren Versuchen an Amphibienlarven sich als unschädlich erwies, bei Echinodermeneiern dagegen giftig wirkte, ließ vermuten, daß vielleicht kein genügend reines chemisches Präparat vorlag. Ein Zusatz von schwacher Salzsäure zur Farblösung änderte an der Wirkung nichts. Dagegen konnte durch Zusatz von kohlensaurem Natron Weiterentwicklung der Eier erzielt werden. Es trat aber keine Färbung ein, die Furchung verlief atypisch, und sie führte zur Entstehung von ganz unregelmäßig gestalteten Blastulis, mit vielfach gefalteter Zellwand. Die Zellen selbst erschienen normal, die Blastulae aber stellten bizarre Gebilde von verschiedenster Größe dar, die alsbald der Degeneration anheimfielen. — Weitere Versuche müssen lehren, ob sich die Giftwirkung des käuflichen Nilblausulfat neutralisieren läßt, oder ob dieser Farbstoff unter allen Umständen speziell für Echinodermeneier giftig ist.

Prag, anatomisches Institut, Juli 1906.

The Regeneration of Two »Crusher-Claws« following the amputation of the Normal Asymmetrical Chelæ of the Lobster (Homarus americanus).

By

Victor E. Emmel.

With Plate XV.

Eingegangen am 31. Juli 1906.

Introduction.

It has been a matter of considerable doubt whether or not a lobster is ever found with a »crushing« claw on each of the two »great chelipeds«. The only case recorded is in a footnote to HERRICK's ('96) description of variations in the form of lobster chelæ; »I have heard of a single case reported by a fisherman, where similar crushing claws were developed on both sides of the body«. P. 143. This seemed to PRZIBRAM ('01), for theoretical reasons about to be mentioned, such an incredible phenomenon that he concluded that: »Der eine Fall von einer Häutung beiderseitigen »crushing-claw«, von dem HERRICK nur vom Hörensagen durch Fischer Kenntnis erhielt, wird wohl in das Reich der Fischermythen zu verweisen sein.« P. 333. In the adult lobster the »great« claws are almost invariably asymmetrical with reference to each other — the claw on one side of the body being a »nipper«, the other a »crusher«. On the other hand, in the young lobster the two claws are alike and similar to the »nipping« type; and the fact that in the rare instances in which symmetrical claws have been found in adult lobsters, both were always of the »nipping« or embryonic type, has created a

strong presumption that a »crushing« claw would not be developed on each cheliped of this crustacean.

The specimen about to be described furnishes a well authenticated case of a lobster with two »crushing« claws.

I.

A. Data.

The present observations were made at the Experiment Station of the Rhode Island Commission of Inland Fisheries, during a series of studies on the phenomenon of regeneration in the lobster ('05, '06). The lobster which regenerated the two crushing claws, soon to be described, had been recently taken from the fishing-traps, and was kept in a floating car in as nearly a normal environment as possible. The original appendages of this specimen were all normally developed, and the animal was in a healthy condition throughout the experiment. The lobster was a female, and measured $8^3/_{16}$ inches in length.

On July 26th, 1905, both chelipeds and the second and third right walking legs were autotomously removed by pinching the tip of the limb with a forceps. On September 28th, sixty-four days after the amputation, the lobster molted and then measured $8^1/_2$ inches. It had meantime regenerated both chelipeds, and the second and third right thoracic legs.

The original chelipeds of this lobster were of the normal asymmetrical type. The left claw (Fig. I) was a completely developed »crusher«, characterized by the wide massive claws with an almost entire absence of tactile hairs, and by the presence of broad tubercle-like teeth. The right chela (Fig. II) was of a characteristic »nipping« type with a relatively slender claw, pointed cutting teeth, and a fringe of tactile hairs along the jaws. The right and left chelipeds respectively measured 146 and 140 mm. in length.

Soon after the amputation of these limbs another pair of chelipeds began to regenerate from the remaining stump or basipodite. On July 18th, twenty-three days after the amputation, the regenerating buds both measured 5 mm. in length. By the time the segments of the future limbs were well outlined, attention was drawn to the very similar appearance of the two regenerating structures. Usually, as the lobster approaches the culmination of the molting period, the

regenerating chelipeds become so clearly differentiated that a distinction between the »crusher« and »nipper« can often be readily detected. In the present case, howewer, no characteristic differences could be observed between the right and left regenerating buds, and moreover the general morphological appearance of each was such that it led to the prediction that both were developing into the »crushing« type of claws.

After the lobster had molted, the regenerated chelipeds assumed their normal shape and both measured 63 mm. in length. Each cheliped was very similar to the other in form and displayed the morphological characters of a true »crusher«. All the other appendages were in a normal condition except the regenerated second right leg, which had developed a double claw. After the molt the limbs were again autotomously removed and an attempt made to keep the lobster through the winter in order to see what type of chelæ would be reproduced by the next regeneration. Unfortunately, however, the unnatural conditions under which it was necessary to keep the animal during the winter resulted in the lobster's death on January 6th, 1906, before an answer was obtained for this interesting question.

B. Morphological Comparison of the Normal and Regenerated Chelæ.

a.

The morphological comparison of the normal and regenerated chelæ may be best presented by making first a detailed analysis of some of the characters not clearly shown in the photographs. For this purpose the drawings (Figures V, VI, VII and VIII) have been made of the index or propodite part of each claw to show the characteristic dentition and distribution of tactile hairs.

The original right »nipper« index (Fig. VI) is of a characteristic normal type. Tactile hairs (*h*) are distributed in a dense fringe on each side of the dendated margin, and along the distal outer border of the jaw. The teeth are narrow and pointed. These »cutting« teeth are arranged in a linear series, and in a periodic sequence with a formula of 1:4:3:4:2:4:3:4 for a perfect period (*P*)[1]. All the teeth of the propodite are included in this

[1] According to the schema of Stahr ('98) and Herrick ('05).

single linear series except a stout displaced tooth (*d*) about midway in the dentate margin, which forms the »lock« to the claw (HERRICK, '05). Another characteristic feature in the arrangement of the teeth is that at the posterior part of the jaw the single series of teeth are shunted off toward the upper face of the propodite in the direction of the upper or outer side (*a*) of the joint (*j*) formed by the union of the two segments of the claw.

The original left claw (Fig. V) is a typical normal »crusher«. The index or propodite part of the claw, in marked contrast to the morphological characters just described for the »nipper«, is characterized by the almost entire absence of tactile hairs, only a few isolated tufts (h^1) remaining near the angle of the jaw. The »stout displaced tooth« of the nipper is absent. Instead of the »pointed cutting teeth«, the jaw is dentated with broad »crushing« tubercles (*t*) formed by the fusion of periodic teeth (according to HERRICK, '05). A normal feature in the dentition is the double-row of tubercle teeth (t^2) at the posterior part of the index. An equally typical feature is that these two rows of teeth do not shunt off toward one side of the joint, as in the »nipper«, but are arranged along either side of the median line of the jaw.

In this lobster the propodite of the regenerated left claw (Fig. VII) closely resembled the original »crusher«. No tactile hairs are apparent, except a few tufts (*h*) near the angle of the jaw. The teeth (*t*) are broad and tubercle like in form; periodic sequence in arrangement is not evident, and at the posterior part of the jaw the characteristic »double-crushing« teeth have reappeared.

The regenerated right claw, on the other hand, is plainly unlike the orginal »nipper«. If we examine the propodite part of the claw (Fig. VIII) it is seen that only a few tufts of tactile hairs (*h*) have regenerated in place of the prominent fringe on the former claw (Fig. VI). The teeth are not like the pointed »cutters«, but are of the broad tubercle form. And finally, the wide departure of the regenerated structure from the original »nipping« type, and its identity as a »crusher« is completely established by the presence of the characteristic double toothed arrangement of the tubercles (t^2) at the posterior part of the jaw.

b.

Extending this morphological analysis to the chelæ as a whole, the structural characters for both the original and the regenerated claws may be directly compared in the following tabulated data:

		Original left claw. Fig. I. (Normal.)	Original right claw. Fig. II. (Normal.)	Regenerated left claw. Fig. III.	Regenerated right claw. Fig. IV.
Dactylopodite.	General form.	Relatively short and stubby; distinctly bent.	Relatively long and slender; nearly straight.	Relatively short and stubby; distinctly bent.	Relatively short and stubby; distinctly bent.
	Dentition.	Broad tubercle-like »crushing« teeth; occasional indications of periodic sequence.	Pointed »cutting« teeth; arranged in periodic sequence with formula 1:4:3:4:2:4:3:4[1]	Broad tubercle-like »crushing« teeth; occasional indications of periodic sequence.	Broad tubercle-like »crushing« teeth; occasional indications of periodic sequence.
	Tactile hairs.	No tactile hairs, except a few tufts near angle of jaw.	Dense fringe on either side of dentate margin.	No tactile hairs, except a few tufts near angle of jaw.	No tactile hairs, except a few tufts near angle of jaw.
	Number of spines.	1, on outer border, near joint.	1, on outer border, near joint.	1, on outer border, near joint.	1, on outer border, near joint.
podite.	General form.	Broad and massive.	Comparatively slender and tapering toward apex.	Comparatively broad and massive.	Comparatively broad and massive.
	Dentition.	Broad tubercle-like »crushing« teeth. Double posteriorly near angle of jaw.	Pointed »cutting« teeth, arranged in a single linear series, with a stout displaced tooth near the middle of the dentate margin.	Broad tubercle-like »crushing« teeth. Double posteriorly near angle of jaw.	Broad tubercle-like »crushing« teeth. Double posteriorly near angle of jaw.

Pro-	Tactile hairs.	No tactile hairs, except a few tufts near angle of jaw.	Dense fringe on either side of dentate margin, and along the outer distal border of the under face.	No tactile hairs, except a few tufts near angle of jaw.	No tactile hairs, except a few tufts near angle of jaw
Number of spines.	Posterior outer border.	1	1	1	1
	Near angle of jaw.	Upper face, 1 Lower face, 2	Upper face, 0 Lower face, 0	Upper face, 1 Lower face, 2	Upper face, 1 Lower face, 3
	Inner border.	5[2])	5[2])	8[3])	7[4])
Ratio of length of dactylopodite to greatest width of propodite.		$\frac{43 \text{ mm.}}{40 \text{ mm.}} = 1.1$	$\frac{52 \text{ mm.}}{34 \text{ mm.}} = 1.6$	$\frac{31 \text{ mm.}}{25 \text{ mm.}} = 1.2$	$\frac{29 \text{ mm.}}{25 \text{ mm.}} = 1.2$
Ratio of length of dactylopodite to length of propodite.		$\frac{43 \text{ mm.}}{81 \text{ mm.}} = .54$	$\frac{52 \text{ mm.}}{90 \text{ mm.}} = .58$	$\frac{31 \text{ mm.}}{58 \text{ mm.}} = .53$	$\frac{29 \text{ mm.}}{55 \text{ mm.}} = .53$
Ratio of length of dactylopodite to the distance on the propodite from angle of jaw to the 2nd joint.		$\frac{43 \text{ mm.}}{38 \text{ mm.}} = 1.1$	$\frac{52 \text{ mm.}}{38 \text{ mm.}} = 1.4$	$\frac{31 \text{ mm.}}{26 \text{ mm.}} = 1.2$	$\frac{29 \text{ mm.}}{26 \text{ mm.}} = 1.1$
Dominant characters in each claw.		»Crusher«.	»Nipper«.	»Crusher«.	»Crusher«.

1) Compare schema of STAHR ('98) and HERRICK ('05).

2) Third spine slightly below the direct line of the others.

3) Posterior spine is double, and the third is below the direct line of the others.

4) Posterior spine double; second one is below direct line.

C. Resume.

a) The normally asymmetrical chelipeds of an adult lobster were autotomously removed. The right claw was a »nipper«, and the left a »crusher«.

b) After amputation the chelipeds regenerated, but the regenerative processes did not reproduce the original asymmetrical types of chelæ. The regenerated left claw was a true »crusher« like the former claw; but the regenerated right claw had the general characters, not of the »nipper«, but of a typical »crusher«.

c) A close analysis of the structural features of the regenerated right claw demonstrated that, in all its morphological characters, it corresponded point for point with both the normal and the regenerated »crusher« of the left side, in respect to the general form, size, and proportions, in the shape and arrangement of the teeth, and even in the number and distribution of the tufts of tactile hairs.

The regenerated claws of this lobster are, therefore, symmetrical in form, and are both of the »crushing« type of chelæ.

II.

Discussion.

This regeneration of two »crushing« claws in the lobster presents several interesting aspects:

1) The full grown lobster is almost invariably asymmetrical in respect to the chelipeds, — one of the two claws being a »crusher«, and the other a »nipper«. The present case, therefore, furnishes a rare exception in that both claws are alike.

2) Moreover, this case is apparently unique, for in all other well authenticated cases of similar claws of which I am aware, the two claws were always of the »nipping« type. In examining over 2,400 lobsters, HERRICK ('96) found only 3 which had similar claws developed on each side of the body, and in these the claws were all of the »cutting« or »nipping« form (P. 143). During the summer of 1905, among the lobsters caught in the traps near the Experiment Station, I found another adult lobster with two similar »nipping« claws. It may be of value to add that after I had autotomously removed both chelæ, the regenerative processes directly reproduced two »nipping« claws, like those removed.

3) The fact that the double »crushing« claws here described are regeneration products, indicates that the symmetrical chelæ occasionally found in the adult lobster, are not necessarily congenital in nature, but may be the result of regenerative processes.

4) It is evident that this case of regeneration cannot be brought into the category of »reversal« phenomena, for no transposition of types from one side of the body to the other occurred. It is also apparently impossible to interpret such a regeneration as a case of »compensatory regulation« in ZELENY's ('05) sense, for the regenerated chelæ are almost identically similar both in size and in form. At present, therefore, this phenomenon must rather be described merely as the substitution by regeneration of a »crushing« claw in place of an original »nipping« claw.

5) This »substitution« of a »crushing« in place of a »nipping« claw is a striking deviation from the normal method of »direct regeneration« in *Homarus* (PRZIBRAM, and MORGAN), in that it consists in the regeneration of a phylogenetically younger type of claw (STAHR, '98, PRZIBRAM, '01) in place of the amputated more primitive form of chela.

PRZIBRAM ('02) has pointed out in the European lobster what MORGAN ('04) has observed in the American species, and what I have since found in several experiments ('06a), namely, that when the »crushing« claw has been autotomously removed, the regenerated »crusher« is not always at first distinguishable as such, but rather presents characters intermediate or transitional between the more primitive »nipping« and the more highly developed »crushing« type. If the crushing claw is phylogenetically the younger type, this might perhaps be expected, for then the variation in the regenerating structure might be regarded as a reversion to the phylogenetically older or nipping type of claw. But to this, the present case is a remarkable exception. On the left side there was, indeed, a »direct regeneration« of the original »crushing« claw, but on the right side, the regenerative process, instead of leading to the reproduction of the original »nipper« and thus to the restoration of the normal asymmetry, passed beyond all the transitional stages in one molt and produced on this side, also, a »crushing« claw, i. e., one of a phylogenetically younger type.

6) I have no suggestion to offer in explanation of this case of regeneration. Evidently the regenerative cells in the stump remaining after autotomy, may have the potentiality of either a »crushing« or

»nipping« claw. But what factors determined that a claw of the crushing type be produced, is another question. WILSON's ('03) suggestion for *Alpheus*, »that the initial factor (Auslösung) that sets in motion the complex process of differentiation of which either side is capable, is primarily only a difference in the amount of material on the two sides« (P. 210), can hardly apply here, for the chelæ were both removed autotomously and at the same time, consequently there seems no reason to believe that the »amount of material« was unequal on the two sides. As far as the present data go, the regeneration of similar »crushing« claws, like that of PRZIBRAM's ('05) similar toothed claws, »still remains unexplained«.

Theoretical speculations aside, the fact is that we have an authentic case of the regeneration of a perfectly typical »crushing« claw on each side of the body of the lobster[1]). The occurrence of two »crushing« claws in this crustacean is not, therefore, a phenomenon which must be »relegated to the realm of fishermen's myths«.

Anatomical Laboratory, Brown University, Providence, R. I.,
June 5, 1906.

Zusammenfassung.

a) Die normalerweise asymmetrischen Scherenfüße eines erwachsenen Hummers wurden durch Autotomie entfernt. Die rechte Klaue war eine Zwickschere (»nipper«), die linke eine Quetschschere (»crusher«).

b) Nach der Amputation regenerierten sich die Scherenfüße, aber die Regenerationsprozesse brachten nicht die ursprünglichen asymmetrischen Scherentypen hervor. Die regenerierte linke Klaue war eine echte Kauschere (»crusher«), wie die vorher dagewesene; aber auch die regenerierte rechte Klaue hatte die allgemeinen Kennzeichen der typischen Kauschere, nicht die der Zwickschere.

c) Eine genauere Analyse der Struktureigentümlichkeiten der regenerierten rechten Schere zeigte, daß sie in allen ihren morphologischen Kennzeichen Punkt für Punkt sowohl mit der normalen als der regenerierten Kauschere der linken Seite übereinstimmte, und zwar mit Bezug auf die allgemeine Gestalt, die Größe und Größenverhältnisse, in bezug auf Gestalt und Anordnung der Zähne, ja sogar in der Zahl und Verteilung der Tasthaarbüschel.

---

[1]) Since this article has gone to press a series of experiments were made in which I succeeded in obtaining another lobster with two crushing claws. The specimen was an 8 inch male lobster whose chela had the usual asymmetry; the right being a »crushing«, and the left, a »nipping« claw. Both chelæ and the second left by were autotomously removed on August 4th, 1906. By the middle of October the lobster had molted and regenerated two chelæ which were both typical »crushing claws«. I hope to give a more detailed description at a later time.

Die regenerierten Klauen dieses Hummers sind somit der Gestalt nach symmetrisch und gehören beide dem Typus der Kauschere (»crusher«) an.

Literature Cited.

EMMEL, V. E. '05. The Regeneration of Lost Parts in the Lobster. Report of Rhode Island Commission of Inland Fisheries. 1905. pp. 81—117. Special Paper, No. 20.

'06. The Relation of Regeneration to the Molting Process of the Lobster. Report of Rhode Island Commission of Inland Fisheries. 1906. pp. 257—313. Special Paper, No. 27.

'06 (a). Torsion and Other Transitional Phenomena in the Regeneration of the Cheliped of the Lobster. Journal of Exp. Zoology. Vol. 3. No. 4. 1906.

HERRICK, F. H. '96. The American Lobster. Bull. U. S. Fish Commission. 1895. pp. 1—252.

'05. The »Great Forceps« of the Lobster. Science U. S. Vol. XXI. p. 375.

MORGAN, T. H. '04. Notes on Regeneration. Biol. Bull. Vol. 6. 1903—04. pp. 159—172.

PRZIBRAM, H. '01. Experimentelle Studien über Regeneration. I. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XI. 1901. pp. 321—345.

'02. Experimentelle Studien über Regeneration. II. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XIII. 1902. pp. 507—527.

'05. Die »Heterochelie« bei decapoden Crustaceen. III. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XIX. 1905. pp. 181—247.

STAHR, H. '98. Neue Beiträge zur Morphologie der Hummerschere. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 32. 1898. pp. 457—481.

WILSON, E. B. '03. Notes on the Reversal of Asymmetry in the Regeneration of the Chelæ in Alpheus heterochelis. Biol. Bull. Vol. 4. 1902—03. pp. 197—210.

ZELENY, C. '05. Compensatory Regulation. Journ. Exp. Zoölogy. 1905. Vol. II. No. 1.

Explanation of Plate.

Plate XV.

Figs. I and II are photographs of the original normal chelipeds of the lobster used in the present experiment (about $^1/_2$ natural size). Fig. I, left normal »crushing« chela. Fig. II, right normal »nipping« chela.

Figs. III and IV; photographs of the left and right chelæ, respectively, which regenerated after the amputation of the original limbs (about $^1/_2$ natural size).

Figs. V and VI show the index or propodite part of the original claws represented in Figs. I and II ($^4/_3$ natural size). Fig. V, index of normal left »crusher«. (Drawn from the upper face.) Fig. VI, index of normal right »nipper«. (Drawn from the lower face.)

Figs. VII and VIII represent the index or propodite part of the regenerated claws shown in Figs. III and IV (4/3 natural size). Fig. VII, index of regenerated left »crusher«. (Drawn from upper face.) Fig. VIII, index of regenerated right claw. (Drawn from lower face.)

Reference letters.

a Outer part of the joint formed by the union of the propodite and dactylopodite.

h Tactile hairs.

j Socket into which the dactylopodite sets to form the joint of the claw.

p Group of teeth on »nipping« claw showing typical periodic sequence.

pr Index or propodite part of claw.

t Typical tubercle-like teeth on »crushing« claw.

t^2 Characteristic double teeth on »crushing« chela.

The Influence of a Strong Centrifugal Force on the Frog's Egg.

By

T. H. Morgan.

With Plate XVI and XVII.

Eingegangen am 31. August 1906.

Three years ago I carried out rather an entensive series of experiments on the influence of a centrifugal force on the development of the frog's egg. I found that when eggs were rotated at 180 revolutions per minute for six or eight hours, there followed very considerable changes in the development. A slower rate for the same length of time produced no effects; a higher rate killed the eggs. Previous to my work Oscar Hertwig, had carried out similar experiments with the frog's egg, and had also obtained abnormal forms. More recently Hertwig and Wetzel have described some further experiments in which the orientation of the egg was controlled, and have obtained important results. Gurwitsch has recently revolved the egg of triton and of the frog at a much higher rate of speed and has obtained results similar, as far as they go, to those described in the present paper. My new experiments show that a very high rate of speed for a short time (2 to 10 minutes) gives very different effects from those obtained with a slower rate for a longer time. The experiments carried out by Lyon on the sea urchin's egg during the summer of 1905 suggested to me the possibility of similar work on the frog's egg.

The eggs, laid in confinement, were placed on the machine as soon as procured while the jelly was still unswollen. In some cases the control eggs did not segment for several hours after they were procured, showing that the rotation had taken place soon after or even before fertilization. In fact, better results were obtained when

the eggs were rotated very soon after deposition than when near the time of appearance of the first cleavage planes.

The machine was a small hand-centrifuge. The inner ends of the tubes containing the eggs were 2 cc. from the centre of rotation; the outer ends $11^1/_2$ cc. The eggs, surrounded by the jelly, nearly filled the tubes in most cases. Therefore those at the outer end were under a stronger centrifugal force than those nearer the axis of rotation. The eggs were, however, driven into the outer third of the tube. The machine was kept rotating at nearly its maximum rate; viz., about 1600 revolutions per minute. At this speed the best results for the eggs of *Rana sylvatica* were obtained in about seven minutes. Less than five minutes produced no well marked effect; more than ten minutes caused the appearance of such abnormalities that embryos did not develop. The eggs of the toad are much more sensitive to the centrifugal force. The best results were from eggs rotated not more than three minutes. Longer periods of rotation introduced changes that prevented the development of the embryo.

Experiments with Rana sylvatica.

In the course of a few minutes the effects of the rotations becomes apparent in the flattening of the egg and in the black polar field becoming lighter in color. Further rotation causes a further flattening of the egg, an increase in the size of the clear polar field, and not infrequently the appearance of rounded mound-like lumps on the »upper« hemisphere, Fig. 1. One or more creases appear here, that resemble the beginning of cleavage furrows, Fig. 2, but in reality are due to folding of the surface, which may possibly result from a decrease in the volume of the upper hemisphere, causing a folding of the more hardened rind covering the outer surface of the egg. A section of an egg in this condition, i. e. immediately after removal from the machine, is shown in Fig. *A*. The pigment of the upper hemisphere has moved down, almost like a plate, into the interior of the egg leaving a clear slightly granular upper region. Streamer-like extensions of the pigmented material extend further downwards over the inner wall of the lower surface as well as into the interior. The yolk granules seem also to have been driven from the top of the egg into the interior. The folding of the surface is seen at the top, and slight constrictions at the sides give the outer boundaries of the lumps seen in the surface view.

After two or three hours these eggs begin to divide; at first into two and subsequently into four parts. The first division is often into equal halves, Fig. 3, but sometimes the parts are unequal. The second cleavage is also generally equal, but sometimes unequal. If the eggs have been revolved longer than the optimium the divisions are apt to be more irregular. A section through a two-celled stage is seen in Fig. *B*.

In the normal egg, the third cleavage is at right angles to the first two, i. e. horizontal; in the eggs from the machine the third division is invariably vertical, dividing the egg into eight vertical segments, that are often equal in size, Fig. 4 but some times unequal. The fourth cleavage is also sometimes partially vertical, but often horizontal cutting off eight quite small upper clear cells. Further than this I have not attempted to follow the cleavage in detail. During the later cleavage, Fig. 5 and 6, the clear area at the top remains as before, but during the later blastula stages the clear area expands on all sides, so that it becomes larger than at first, Fig. 7. Sections through these eggs show that a normal blastocoel has developed, whose roof is composed of cells free from pigment.

The dorsal lip of the blastopore appears below the equator, and apparently in about the same position as in the normal egg; but instead of appearing at the border between the black and light areas, as in the normal egg, the crescent may be more in the black. This is owing to the black pigment from above having been driven farther down into the white hemisphere. As the crescent of the blastopore extends laterally, Fig. 8, some of the enclosed cells are often jet black, while others are white; and the contrast between the two is sometimes quite sharp. The black cells arise from those parts of the lower hemisphere into which the black pigment from the top and sides has been driven.

A section through a gastrula stage, corresponding in age to this stage, is shown in Fig. *C*. The entire roof of the segmentation cavity is noticeably free from pigment. A band of deeply pigmented cells lies above the dorsal lip of the blastopore. The other side of the pigment band is on the opposite side of the section. When the gastrulation is completed a curious effect is produced; the lower hemisphere is completely black, while the top is light. The effect is that of a normal egg before cleavage, but turned upside down.

Another series of eggs and embryos is represented in Figs. 9—17, that had been revolved at 1600 revolutions for 7 minutes. A side

view of an egg immediately after removal from the machine is shown in Fig. 9. There is a large white polar field, a broad band of pigment around the middle of the egg, and a lighter field below, that is less in extent than the normal yolk field and also darker. An eight-cell stage is shown in Fig. 10, and a six-cell stage of the same age in Fig. 11. The white field is generally less extensive in the 2, 4, and 8-cell stages than it was at first, owing most probably to a partial return of the pigment of the sides toward the upper hemisphere. It is probable, I think, that this return is due to the pigment being passively carried back as the lighter, interior material in which it is carried moves toward the top again. In later cleavage stages, however, the white area begins to expand again, and since the material of the egg has become divided into smaller cells this enlargement must be due to the spreading out of the cells themselves that form the roof of the segmentation cavity.

A late gastrula stage is shown in Fig. 12 in side view, and in Fig. 13 as seen from above. The white cap now covers a much larger area than during the 8-cell stage. The lower hemisphere is entirely dark, and what remains of the yolk-plug is also dark. A late gastrula, of the same age as the last, is shown in Fig. 14, as seen from below. Here also the yolk-plug is dark, but a higher magnification shows that some of the surface cells of the yolk plug are entirely white and others entirely black.

Many embryos were obtained in this series, but two figures will suffice to show the relation of the embryos to the light and dark parts of the egg.

When the neural folds appear on the egg they are found to extend as far forward as the edge of the white field, Fig. 15. There is some variation in the relation of the anterior end of the neural folds to the white area. Generally they extend just to the edge of the white, sometimes their anterior end is included in the white, but never for more than a short distance. It is to be recalled that the clear area of the unsegmented egg formed at the top has extended during the gastrulation period, and has generally advanced to or very near to the equator of the egg. We must conclude, therefore, that the anterior end of the embryo lies near the equator of the egg, and as far forward as the white area. A longitudinal section through an embryo at the time of the closure of the blastopore is represented in Fig. *D*. The area free from pigment extends from the anterior end of the neural plate to the middle of the ventral surface.

As the neural folds roll in to close along their middle line the white area that lies on the antero-ventral part of the embryo is carried backward on the ventral and lateral sides of the embryo. This is shown in the embryo represented in Fig. 16 from above. It will be seen that the white area extends over all the anterior, ventral and lateral sides of the embryo, while the darker parts are confined to the neural tube, to the parts of the surface on each side of it, and to the posterior end of the embryo.

A not uncommon type of abnormality occurs in these embryos. The most anterior end of the neural plate is abnormal. An extreme form of this sort is shown in Fig. 17. Here the anterior cross-connective is absent, and the neural fold of each side ends in a slightly swollen and rounded knob at the edge of the white area. The rotation has in some way affected the egg so that the white area can no longer produce normally the anterior end of the neural fold.

The tadpoles that developed from the best series were kept for several weeks, and in one case for several months. They behaved in all respects like the normal tadpoles. For a week or two they were lighter over the anterior-ventral surface, as they had been in earlier stages. Later, this difference grew less and less, and finally disappeared. It appears that the loss of pigment in the cells at the top of the blastula is not made good at first, but, ultimately, pigment may develop in the cells derived from this region. The early development is so rapid that the time may be too short for the clear cells to produce enough pigment to make any noticeable difference in their color, but in the course of the following days or weeks the cells make good, in part at least, their loss. The conclusion is drawn from purely superficial examination of the tadpoles from day to day. There was no evidence observed in favor of the other possible interpretation that the white area is replaced by black.

Experiment with Bufo variabilis.

The results with the toad's egg were essentially the same as those with the frog's egg. A shorter time of rotation, as stated, gives the best results. An egg that had been rotated for three minutes is shown from the side in Fig. 18. A large white area is present at the top; a black zone occupies the middle of the egg, while the bottom is darker than normal, but much lighter than the middle zone. A section through one of these eggs is shown in Fig. *E*.

Streams of black material are seen extending downwards into the middle and bottom of the egg. The segmentation of these eggs resemble that of the rotated frog's egg in all essential respects. The eggs divide by vertical furrows into two, and then into four cells. The third cleavage is also vertical. If the eggs have been rotated too long the cleavage is less regular.

An early gastrula stage is shown in side view and partly from below in Fig. 19. The dorsal lip of the blastopore lies between the black zone and the less dark lower region. A section through an egg just beginning to gastrulate is shown in Fig. *F*. In this case the dorsal lip lies quite near to the upper white field, which has extended further downwards at this time than at the end of the rotation period. A later stage is shown in Fig. *G* where nearly the same conditions prevail, except that the blastopore is not quite so near to the white field.

When the neural folds appear on the egg, Fig. 20, they are seen to extend further forward into the white field than in the case of the frog's egg. The simplest interpretation of this difference would seem to be that the neural plate of the toad extends higher up on the egg than does the neural plate of the frog, or else that the polar field covers a larger area. Both conditions probably occur. The white area covers the entire anterior, and ventral sides of the embryo, Fig. 21. A later stage, Fig. 22, shows that as the neural folds roll in and the embryo elongates the white ectoderm extends over the ventral and lateral sides of the embryo. An older tadpole is shown in Fig. 23. The head is pure white, and the sides and ventral surface are also much lighter than the normal. The black ectoderm is confined to the mid-dorsal line and to the tail region.

Conclusions.

The influence of the centrifugal force is to drive the heavier pigment and other substances from the black hemisphere toward the middle, leaving a clear protoplasm at the top of the egg. After removal from the machine the pigment does not return to its former position, although to some extent the white field is reduced. As the egg soon becomes divided into cells, further return is prevented by the cell-walls. The clear protoplasm at the top forms the cells that cover the roof of the segmentation cavity. During the later cleavage stages this white area at the top increases in extent, and in later

stages it covers a large part of the anterior-ventral sides of the embryo. The yolk-plug, that is drawn into the blastopore during gastrulation, often contains cells that are jet black, and the yolk-plug contrasts markedly in this respect with the normal one. The change in the position of the third cleavage planes is probably due to the flattening of the egg, rather than to any direct influence on the cytoplasm, I conclude that this is the probable cause, since a similar change in cleavage has been brought about by flattening the egg between glass plates. It is a curious fact, difficult to explain, that the egg retains its flattened form for several hours after the action of the centrifugal force has ceased. One would think that a viscid body of the consistency of the egg would sooner regain its spherical form. Whether or not some of the water is driven out of the egg was not determined. If it is, this condition might possibly enter into the results.

The presence of the clear area at the top of the egg gives an opportunity to determine with some accuracy the location of the embryo upon the egg. It is evident that the anterior end of the neural fold of the frog extends about to the equator. In the toad the anterior end seems to lie higher up on the egg.

How far these results throw light on the location of the embryo on the normal egg is perhaps open to doubt, but the development of the rotated egg is similar to the normal in so many respects that I am inclined to think that we can safely make a comparison between them; especially as the conclusion tallies with other results drawn from direct observation of the normal development and from other experiments. If this be granted we must conclude that the medullary plate is formed in large part over the lower hemisphere, extending from the equator to somewhere beyond the lower pole. If the length of the medullary plate covers at first only about one-third of a meridian of the egg i. e. 120 degrees, the posterior end of the folds must lie about 30 degrees beyond the lower pole. At any rate this is the case in the centrifuged eggs, and probably at least in the normal eggs.

The eggs orientate themselves when the centrifuge begins to act and as has been stated the centrifugal force drives the material towards the lower pole. This seems to happen as a rule, but in some cases the black was found lying unsymmetrically with reference to the lower pole. Such cases must be reckoned with, and may account for some of the variations observed.

The results obtained with this high rate of speed differ greatly from those that I formerly obtained with a slower rate. The difference may, I think, be accounted for as follows. At the slower rate, the centrifugal action was so slow that before it caused a movement of the materials of the upper part of the egg, cell-division appeared, which cut off the upper small cells from the lower cells. Hence it became impossible to drive out the material from the small cells at the top of the egg, even if the rate sufficed to affect such a movement, which is doubtful. The lower, large cells, however, that extend above the equator of the egg are slow in dividing, and hence the centrifugal force may act on their contents, finally producing changes in them that prevent further development. The small cells of the upper hemisphere that contain the embryo-forming-materials continue to develop, producing the many types of incomplete embryos that I have described. In other words the conditions were such that the lower part was injured, but not the upper part, and the extent of injury determined the kind of embryo produced. The unsymmetrical action of the centrifugal force, resulting probably from the accidental position of the egg when the centrifugal force began to act on it, or from the crowded condition in the tubes, determined whether one side, or one part was more injured than the other.

The eggs described in the present paper, rotated at a high speed, were affected as a whole, but the time selected was such that the lower hemisphere was not killed. Consequently normal embryos developed. If, however, the time was longer the top of the egg alone continued to segment, while the lower parts were so much changed or affected that they failed to segment normally, and normal embryos failed to developed.

Wetzel and Hertwig have recently described some experiments in which the frog's egg was centrifuged. Wetzel revolved eggs at the rate of 300 revolutions per minute for $3^1/_2$ hours with a radius of 40 cm. Some of them were turned with the white pole outward, others with the black pole. The former gave spina bifida embryos in the main; the latter, after removal from the machine, began to cleave first at the white pole, and later the smaller cells were in the white, the larger in the black, showing that the interior of the egg had shifted so that the »animal« part moved into that hemisphere turned towards the center of rotation, and the heavier yolk part moved outwards. The black pigment remained in the outer part of the egg, and hence was found later over the surface of the

large cells of the yolk half of the egg. WETZEL states that the gastrulation subsequently appeared in the white field — i. e. in the animal half of the egg, and if I understand his account correctly he implies that the gastrulation involves the small cells of the animal part that now occupy the white field. If this is WETZEL's meaning I cannot understand the result. HERTWIG's observations on similar eggs indicate that the rotation of the contents is often incomplete. Possibly this may give a clew by which to interpret WETZEL's statements in regards to organ-formation.

HERTWIG has carried out an experiment similar in many ways to that of WETZEL's just described. Unfertilized eggs, with the black pole turned outward, were rotated for 1 to 3 hours at the rate of 240 to 280 revolutions per minute. After removal from the machine they were placed with the white hemisphere upwards, and were fertilized. It was observed that after fertilization most of the eggs rotated somewhat, so that the white hemisphere sank to a greater or less extent to one side. The movement of the contents was never so great that the black pole came to the top. The result is evidently due to the centrifugal force having only incompletely reversed the arrangement of the interior of the egg. The cleavage began more on the white side of the egg where the small cells were subsequently formed. The gastrulation is not described. It will be observed that in these experiments of WETZEL's and of HERTWIG's a relatively slow rate of revolution was used (as in my own earlier experiments), and since the black pole was turned outwards there was no expectation that the pigment would be changed even if this were possible at the rate of speed used. In other words the orientation was the reverse of that assumed by the eggs in my present experiments.

GURWITSCH revolved the eggs of triton for 4 or 5 hours and the eggs of the frog for $^1/_4$ hour at »the greatest possible speed«. The pigment and yolk were driven out of the top of the egg, as in the eggs described in the present paper. Most of the eggs died in the early cleavage, but some went as far as the blastula stage. GURWITSCH carried out the experiment in order to study the constitution of the protoplasm, and concluded that since the yolk granules can be driven through the egg without destroying its capacity to develop, the protoplasm can not have a permanent structural basis but must be composed of fluid substances.

It will be seen that I have used the results of my experiments mainly in locating the embryo on the egg. The more fundamental

questions relating to the distribution of the materials of the egg, and the interpretation as to whether these visible substances are organ-forming or organ-determing have not been discussed. It is evident that the black pigment has no such function, but further experiments will be necessary in order to determine what value the other substances in the egg may have.

Summary.

When the egg of the frog (just before or soon after fertilization) is revolved at 1600 revolutions per minute for 7 minutes, the pigment and yolk granules are driven from the top of the egg leaving a clear polar field, Figs. 1 and 3. The same results are produced in the toads egg in 3 minutes, Fig. 9.

The eggs are somewhat flattened and the first three cleavages are vertical, Figs. 4 and 10.

The polar field enlarges during the later cleavage and blastula stages until just before gastrulation it nearly reaches the equator, Fig. 6 and 7. The dorsal lip of the blastopore appears within, or just below, the black pigment band, Fig. 19. Some of the cells of the yolk plug may be entirely black, Figs. 8 and 12.

The anterior ends of the neural folds of the frog embryo extend to the edge of the white area, Fig. 15. The location of the embryo on the egg can therefore be determined. In the toad embryo the anterior end extends somewhat further into the white area, Fig. 21.

In later stages when the neural folds have closed, the unpigmented ectoderm of the white field extends over the anterior, ventral, and lateral sides of the embryo. The dark ectoderm of the black band goes to form the neural plate, the ectoderm on each side of it, and the posterior end of the body, Figs. 21 and 22.

The normal development of the lower parts of the egg, into which the black pigment has been driven, shows that the pigment does not act as a formative substance.

Zusammenfassung.

Wird das Froschei (gerade vor oder gleich nach der Befruchtung) einer Umdrehungsbewegung von 1600 Umdrehungen in der Minute 7 Minuten lang ausgesetzt, so werden die Pigment- und Dotterkörner vom Eischeitel weggetrieben, indem sie ein durchsichtiges Polfeld hinterlassen (Fig. 1 und 3). Dasselbe ergibt sich beim Krötenei nach 3 Minuten (Fig. 9).

Die Eier werden etwas abgeflacht und die ersten drei Furchen stehen vertikal (Fig. 4 und 10).

Das Polarfeld vergrößert sich während der späteren Furchung und während der Blastulastadien, bis es gerade vor der Gastrulation den Äquator erreicht (Fig. 6 und 7).

Die dorsale Blastoporuslippe erscheint im Bereiche oder gerade unterhalb des schwarzen Pigmentbandes (Fig. 19). Manche von den Dotterpfropfenzellen können ganz schwarz sein (Fig. 5 und 12).

Die vorderen Enden der Neuralfalten erstrecken sich beim Froschembryo bis zum Rande des weißen Feldes (Fig. 15); dadurch kann eine Lagebestimmung des Embryo am Ei stattfinden. Beim Krötenembryo ragt das Vorderende etwas weiter in das weiße Feld hinein (Fig. 21).

In späteren Stadien, nach dem Schluß der Neuralfalten, dehnt sich das unpigmentierte Ectoderm des weißen Feldes über die vordere, ventrale und laterale Oberfläche des Embryo aus. Das dunkle Ectoderm des schwarzen Bandes wird zur Bildung der Neuralplatte, des Ectoderms zu ihren beiden Seiten und des Körperhinterendes verwendet (Fig. 21 und 22).

Die normale Entwicklung der unteren Eiteile, in welche das Pigment getrieben worden war, zeigt, daß das Pigment nicht die Rolle einer gestaltend wirksamen Substanz spielt.

Literature.

Gurwitsch, A., Zerstörbarkeit und Restitutionsfähigkeit des Protoplasmas des Amphibieneies. Verhandl. Anat. Gesellsch. Jena. 1904.

Hertwig, O., Über einige am befruchteten Froschei durch Centrifugalkraft hervorgerufene Mechanomorphosen. Sitzungsber. preuß. Akad. Wiss. Berlin, math.-phys. Klasse. 1897.

—— Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwicklungsgeschichte. 4. Über einige durch Centrifugalkraft in der Entwicklung des Froscheies hervorgerufene Veränderungen. Arch. f. mikr. Anat. LIII. 1899.

—— Weitere Versuche über den Einfluß der Centrifugalkraft auf die Entwicklung tierischer Eier. Arch. f. mikr. Anat. LXIII. 1904.

Lyon, E. P., Some Results of Centrifugalizing the Eggs of Arbacia. Amer. Journ. Physiol. XV. Feb. 1906.

Morgan, T. H., The Relation between Normal and Abnormal Development of the Embryo of the Frog, as Determined by Injury to the Yolk Portion of the Egg. Arch. f. Entw.-Mech. XV. 1903.

Wetzel, G., Centrifugalversuche an unbefruchteten Eiern von Rana fusca. Archiv f. mikr. Anat. LXIII. 1904.

Über das biochemische Verhalten von Amphibienlarven.

Von

H. Braus (Heidelberg).

Eingegangen am 25. September 1906.

G. Born hat bei seinen bekannten Kompositionen von Anurenlarven bereits das überraschende Ergebnis erzielt, daß nicht nur Stücke verschiedener Individuen ein und derselben oder nahe verwandter Species (*Rana*-Arten) sich zu einem neuen, lebensfähigen Individuum vereinigen lassen, sondern daß dies auch bei Paarlingen ziemlich entfernt miteinander verwandter Anuren gelingt, vor allem bei *Rana esculenta* + *Bombinator igneus*. Allerdings vermochte er die Kompositionen letzterer Art nur ziemlich kurze Zeit, meistens nur 2 Wochen (im günstigsten Fall 22 Tage), nach der Operation am Leben zu erhalten; obgleich anfänglich eine progrediente Entwicklung der künstlich zusammengestückten Organismen unverkennbar war, begannen sie doch schon längere Zeit vor dem Tode zu kränkeln und litten besonders an »Bauchwassersucht«. Es trat gleichzeitig Entwicklungshemmung oder -stillstand ein. Über die Ursache dieses Verhaltens hat sich Born sehr vorsichtig geäußert. Die Beobachtung, daß im günstigsten Fall die Blutgefäße der Paarlinge sicher in Kommunikation gesehen wurden, brachte ihn wohl auf die Vermutung, »daß der Eintritt des Blutes eines Angehörigen einer andern Gattung auf die Dauer nicht vertragen wird, aber bewiesen ist dies durch mein negatives Resultat nicht« (1897, S. 148). Born läßt ausdrücklich die Möglichkeit offen, daß ausgedehntere Versuche bessere Erfolge haben könnten und sein mangelhaftes Resultat nur eine Konsequenz der noch unvollkommenen Methodik sein könnte. Die Ansicht nun, daß toxische Wirkungen nicht etwa nur des Blutes sondern der Gewebe der einen Gattung überhaupt auf die andre bei der Komposition Verwendung findende Gattung stattfänden und nicht

vertragen würden, hat neuerdings A. GIARDINA (1905) herangezogen, um zu erklären, daß Larvenstücke von *Discoglossus* und *Bufo* schwer zur Verwachsung gebracht werden können und auch bei gut gelungenen Kompositionen Degenerationserscheinungen an bestimmten Geweben (speziell des von *Discoglossus* stammenden Stückes) zeigen.

Mich haben eigne zahlreiche Versuche mit Larven von *Rana esculenta* und *Bombinator pachypus* gelehrt, daß bei diesen mit der Vervollkommnung der technischen Methoden auch die Lebensfähigkeit der Kompositionen gesteigert werden kann. Meine Larven lebten 5 Wochen nach der Operation und waren auch dann noch frisch und lebensfähig; sie wurden der anatomischen Untersuchung wegen zu dieser Zeit fixiert. Über diese soll an andrer Stelle berichtet werden. Biologisch ist — wie nicht anders zu erwarten — die Entwicklung gattungsungleicher Kompositionen selten eine so glatte wie bei Paarlingen derselben oder gattungsgleicher Species. Immer steht bei eintretendem Mißerfolg der Experimentator wieder vor der Frage, ob sich die Lebensdauer solch komplizierter Neubildungen nicht doch noch durch neue technische Maßnahmen und Zuchtmethoden ausdehnen lasse oder ob der Punkt erreicht sei, wo aus inneren Ursachen eine Entwicklungsmöglichkeit nicht mehr vorhanden ist. Daß bestimmte Grenzen existieren, ist nach den Ergebnissen der Transplantationen an erwachsenen Tieren, welche freilich speziell an höheren Vertebraten gewonnen wurden, nicht von der Hand zu weisen. Die chirurgischen Erfahrungen lehren, daß verpflanzte Gewebsstücke nur auf Organismen derselben Species und innerhalb derselben auf blutsverwandtem Boden am besten anwachsen und selbst dann allmählich durch Gewebe der neuen Nachbarschaft substituiert und vernichtet werden.

Was bei embryonalen Transplantationen sich biologisch durch eine große Statistik entscheidet, ob nämlich unzweckmäßige Methoden der Operateure oder die Spezifität der Operierten die Ursachen des frühen Eingehens oder Entwicklungsstillstandes gewisser Kompositionen sind, das ist anderseits auch biochemischen Untersuchungen zugänglich. Eine von diesen Methoden, die Präcipitinreaktion, ist ja gerade dadurch allgemeiner bekannt geworden, daß sie uns spezifische Stoffe fast für jede Tierspecies kennen gelehrt hat. Dieselben werden dadurch nachgewiesen, daß Blut oder sonstige Gewebe und Organe eines Tieres einem Kaninchen in Intervallen und meist in allmählich steigenden Dosen intraperitoneal oder intravenös injiciert werden. Das Blutserum des so gegen das betreffende Präparat

immunisierten Kaninchens ist dann ein äußerst feiner Indikator für Präparate der gleichen (oder in manchen Fällen auch nahe verwandter) Species geworden. Denn mit solchen zusammengebracht entsteht die Präcipitinbildung, welche dann am leichtesten nachweisbar ist, wenn eine deutliche Fällung in dem vorher klaren Organsaft durch das Immunserum erzielt wird. Gewebs- oder Organsäfte andrer Tierspecies, besonders von solchen, welche im System entfernt von den zur Injektion benutzten stehen, geben niemals unter sonst gleichen Umständen eine solche Fällung (Näheres z. B. bei Jacoby, 1906).

Es liegt nahe zu fragen, ob die bei embryonalen Transplantationen und Kompositionen jedenfalls im Anfang nach der Operation oft vorhandene harmonische Entwicklung der gattungsungleichen Komponenten nach Art eines ab ovo einheitlichen Individuums nicht darauf beruhen könne, daß spezifische Substanzen nicht oder nicht in dem Maße wie die bei ausgewachsenen Tieren vorhandenen existieren und wirksam sind; wenn dem so ist, wäre zu prüfen, zu welchem Zeitpunkt der Entwicklung die betreffenden Stoffe auftreten. Gelänge dies, so wären jedenfalls diejenigen Substanzen, welche der Prüfung unterzogen werden können, so lange kein Hindernis für Kompositionen oder Transplantationen von embryonalem Material, als das Anfangsstadium ihrer Erzeugung oder ihrer Wirksamkeit in der Ontogenese noch nicht eingetreten ist. Was nicht existiert oder nicht aktiviert ist, kann nicht die Ursache des Versagens so komplizierter Mechanismen sein, wie sie bei embryonalen Transplantationen zwischen art- oder gattungsfremden Organismen in Menge vorhanden sein müssen.

Damit wäre nach einer bestimmten Richtung hin positiv gezeigt, daß biochemisch eine Komposition möglich ist, auch wenn sie sich bislang biologisch nicht lebensfähig erwies, und es wäre ein wesentlicher Impuls zur Überwindung der technischen Schwierigkeiten beim Operieren gegeben.

Biochemische Unterschiede zwischen embryonalem und fertigentwickeltem Gewebe sind namentlich von Sachs (1903) durch Blutuntersuchungen festgestellt worden. Der Autor konnte gewisse Lysine, welche eine sehr intensive Wirkung auf das Blut erwachsener Hühner, Rinder, Kaninchen und Meerschweinchen ausüben, ohne jede Reaktion in das Blut von Embryonen oder Neugeborenen dieser Tiere einführen. Anderseits hat aber Rössle (1905) auf anderm Wege bei Hühner- und Schweineembryonen, welche in toto benutzt wurden, gezeigt, daß hier im Immuntier dieselbe Lösungsfähigkeit gegenüber Blut von Erwachsenen derselben Art erzeugt

wird, wie wenn Blutkörperchen von ausgebildeten Tieren in das betreffende Kaninchen oder Meerschweinchen injiziert worden wären. »Es ergibt sich aus diesen Versuchen, so schließt der Autor, daß Embryonalzellen ebenso wirksame Antigene darstellen als die Blutzellen Erwachsener.«

Meine Versuche erstrecken sich einmal auf eine andre Tierklasse als diejenigen, denen SACHS und RÖSSLE ihre Versuchstiere entnahmen. Jene benutzten Vögel und Säugetiere, während ich mit Batrachiern experimentierte. Außerdem handelt es sich im folgenden um Präcipitinerzeuger, also um andre chemische Agentien als die von jenen benutzten Lysinwirkungen. Deshalb bleibt abzuwarten, ob das hier von Amphibien zu schildernde auch für höhere Tiere gilt und umgekehrt, ob Lysinreaktionen wie bei Vögeln und Säugerembryonen auch bei Anurenlarven feststellbar sind.

Da ich als Anatom zunächst diesen Dingen als Laie gegenüberstand, ist es nötig zu betonen, daß alle meine Versuchsreihen und speziell ihre Resultate vom Fachmann kontrolliert wurden. Mein Lehrer und beständiger Mentor bei Durchführung der Versuche war Herr Prof. JACOBY. Ich danke demselben auch an dieser Stelle herzlichst für die selbstlose Förderung meiner Absichten. Ausgeführt wurden die Experimente während des Sommers 1904 und 1906 im pharmakologischen Institut zu Heidelberg, dessen Direktor, Herrn Prof. GOTTLIEB, ich für die mir gewährte Gastfreundschaft dankbar verbunden bin.

Es ist durch die Untersuchungen von G. NUTTALL (1902/1904) und M. PHILIPPSON (1902) bekannt, daß Gewebe erwachsener Anuren (Blut von *Rana*) im Kaninchen Präcipitine hervorrufen. Die erste Versuchsreihe, die wir anstellten, bestand darin, daß analog diesen Versuchen vorgegangen, aber anstatt erwachsener Gewebe embryonale genommen wurden (vgl. BRAUS, 1906, S. 28 Anm.). Als Material dienten Larven von *Bombinator pachypus* in einer Länge von 15—20 mm. Dieselben besitzen in diesem Entwicklungsstadium ein (bis auf die Spiracularöffnung) geschlossenes Operculum. Die Anlage der hinteren Extremität ist bei den jüngsten dieser Stadien als minimales Höckerchen eben sichtbar, bei den ältesten zu einem kleinen Zapfen ausgewachsen, der aber keinerlei Gliederung weder am distalen Ende (Hand- und Fingeranlage) noch proximal (Kniebeuge) besitzt. Da sich herausstellte, daß bei der Verwendung ganzer Larven leicht die zur Injektion verwendeten Kaninchen eingehen und wir vermuteten, daß der Inhalt des oft enorm angefüllten larvalen

Darmes stark toxisch einwirke, exenterierte ich die Larven oder ließ dieselben längere Zeit hungern, bevor sie benutzt wurden. Bei den spezielleren Angaben wird im folgenden hinzunotiert werden, ob die eine oder andre der beiden Methoden (Exenteration — Hunger) zur Entfernung des Darminhaltes benutzt wurde.

Die Embryonen wurden mit Quarzsand im Mörser zerrieben und der Brei mit ein wenig physiologischer Kochsalzlösung (0,75 %) verdünnt. Gewöhnlich wurden etwa 40 Larven aufeinmal verarbeitet und dadurch ein Quantum von 6—14 ccm (je nach der Verdünnung) erzielt. Um den Sand zu entfernen, genügte es meist, den Larvenbrei 1—2 Stunden im Eisschrank aufzuheben. Es konnte dann mit einer Pravatzspritze fast der ganze Inhalt des Röhrchens (mit Ausnahme natürlich des untersten Bodensatzes) abgesogen werden. Die zu oberst im Röhrchen befindliche Quantität war weniger wirksam als die näher dem Boden befindliche; in letzterer waren ja auch mehr feste und deshalb schwerere Partikelchen suspendiert als in den klareren Oberflächenschichten. Ich injicierte deshalb etwa 3—5 ccm von der Oberfläche des Röhrchens und nur 1—3 ccm des Bodensatzes je einem Versuchskaninchen intraperitoneal. Diese Injektionen wurden in Intervallen wiederholt. Ich teile hier die Gewichtstabelle eines der untersuchten Tiere (Protokoll V 06) mit; an den Injektionstagen ist die Zahl der Larven, ihre Größe, die Art ihrer Vorbehandlung und des benutzten Breies notiert.

25. VI. 2270 g Körpergewicht des Versuchskaninchens.

1. Injektion. Mit $3^1/_2$ ccm von der Oberfläche des Breies aus 40 Larven. Gesamtmenge des Breies etwa 6 ccm. Exenteration bei allen Larven. Länge der Larven 16—20 mm.

27. VI.	2280 g	Körpergewicht
3. VII.	2540 g	-
5. VII.	2590 g	-

2. Injektion. Mit 5 ccm von der Oberfläche des Breies aus 45 Larven. Exenteration bei allen. Länge der meisten 20 mm, einige bis 15, wenige etwas über 20 mm messend.

6. VII.	2460 g	Körpergewicht
9. VII.	2400 g	-
12. VII.	2325 g	-
21. VII.	2560 g	-

3. Injektion. Mit $4^1/_2$ ccm von der Oberfläche des Breies von 40 Larven. Gesamtmenge des Breies 14 ccm. Bei 20 Larven (von

15—20 mm Länge) Exenteration. Bei 20 Larven (von 15 mm Länge) Hunger.

22. VII. 2420 g Körpergewicht
24. VII. 2350 g -
26. VII. 2420 g -
27. VII. 30 ccm Blut aus der Carotis zur Untersuchung entnommen.

Es ist aus der Tabelle ersichtlich, daß das Versuchskaninchen nur wenig auf die Injektionen reagierte. Anfangs trat keine Gewichtsabnahme ein, nach den folgenden Injektionen war dieselbe vorhanden, aber nur gering und undeutlich. Wir werden sehen, daß dies bei Verwendung von Extrakten aus erwachsenen Unken ganz anders ist. Mit der minimalen Reaktion des Gewichtes auf die Injektion von embryonalem Material hin stimmt nun überein das Ausbleiben jeglicher Trübung, wenn einem Larvenbrei von dem Serum des Versuchstieres gradatim zugesetzt wurde. Präcipitine konnten also nicht nachgewiesen werden. Über das Detail der Versuchsanordnung bemerke ich noch folgendes.

Aus den entnommenen 30 ccm Blut des Versuchskaninchens erhielt ich durch Centrifugieren 20 ccm Serum (Immunserum). Von einem nicht vorbehandelten, normalen Kaninchen wurde Blut entnommen und das aus diesem durch Centrifugieren gewonnene Serum als Kontrolle benutzt (Normalserum). Ferner wurde ein Larvenbrei aus 40 *Bombinator*-Larven hergestellt. Die meisten Larven waren 20 mm lang, einige etwas kürzer, vereinzelte etwas länger. Die Gesamtmenge des Extraktes war 25 ccm.

Diese 3 Flüssigkeiten wurden nach folgender Tabelle miteinander gemischt und mit 0,9 %iger Kochsalzlösung verdünnt. Nach der Mischung verblieben die 22 Röhrchen auf demselben Gestell auf 2 Stunden im Brutschrank und wurden dann kontrolliert.

Reihe A: 11 Reagenzröhrchen; dieselben enthalten in ccm:

Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3	Nr. 4	Nr. 5	Nr. 6	Nr. 7	Nr. 8	Nr. 9	Nr. 10	Nr. 11	
0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	Larvenbrei
1,0	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4	0,3	0,2	0,1	0,0	Kochsalzlösung
0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0	Immunserum

Reihe B: 11 Reagenzröhrchen, welche sich von Reihe A nur dadurch unterscheiden, daß Normalserum statt des Immunserums genommen ist.

Röhrchen A 11 ist nicht trüber als Röhrchen B 11. Es verhält sich also das Immunserum nicht anders als Normalserum. Die vorhandene geringe Trübung bei beiden Röhrchen stammt von der Vermischung mit Larvenbrei her; denn Röhrchen A 11 ist nicht trüber als Röhrchen A 1. In letzterem ist aber überhaupt kein Serum enthalten. Reihe A ist von 2—11 zunehmend grünlich gefärbt, entsprechend der leicht grünlichen Färbung des Immunserums. Reihe B hat von 2—11 eine zunehmend rötliche Färbung, entsprechend der leicht rötlichen Färbung des Normalserums.

Es geht aus dieser Versuchsreihe mit Sicherheit nur das hervor, daß das Serum des betreffenden Versuchsindividuums kein Präcipitin enthielt, welches die präcipitable Substanz eines Extraktes aus *Bombinator*-Larven auszufällen vermochte. Zwei andre Kaninchen von etwa demselben Gewicht ergaben das gleiche Resultat. Bei einem derselben wurde nach der ersten Blutentnahme noch ein viertesmal Larvenbrei intraperitoneal injiciert und dann abermals das Blutserum untersucht, mit dem gleichen negativen Resultat.

Es wäre denkbar, daß der Larvenbrei zwar imstande wäre, Antikörper im Versuchskaninchen hervorzurufen, daß ihm aber die präcipitable Substanz, welche durch das Präcipitin des Immunserums ausgefällt wird, fehlen könnte oder umgekehrt, daß in ihm Stoffe enthalten sein könnten, welche die Ausfällung verhindern. Da wir wissen, daß der Gewebsbrei erwachsener Anuren (Froschblut) die spezifische präcipitable Substanz enthält und speziell auch für erwachsene Unken unten noch gezeigt werden wird, daß Organbrei derselben diese Eigenschaft ebenfalls besitzt, so ließ sich leicht diese Frage prüfen. Es wurde in einem zweiten Versuch genau in derselben Weise wie oben verfahren, nur wurde sowohl in Reihe A wie in Reihe B jedes der Röhrchen mit 0,5 ccm eines Breies aus erwachsenen Bombinatoren anstatt mit Larvenbrei beschickt. Es waren zu dem Zweck drei erwachsene Tiere (2 ♂ und 1 ♀) enthäutet und die Organe einzeln herauspräpariert worden. Alle Organe mit Ausnahme der Haut, der mit Eiern überladenen Ovarien, der Knochen und des Darmes, wurden mit Quarzsand verrieben und so durch Hinzufügen von physiol. Kochsalzlösung (0,75 %) in Summa 25 ccm Organbrei erzielt. Das Resultat der im übrigen völlig ebenso wie beim 1. Versuch behandelten Gemische war ebenso negativ wie bei diesem; es ist also jetzt bewiesen, daß überhaupt kein wirksames Präcipitin bei dem Versuchskaninchen durch den injicierten Larvenbrei hervorgerufen war.

Obgleich ein negatives Resultat vorauszusehen war, wurde der Vollständigkeit halber noch eine Versuchsreihe angesetzt, bei welcher die Reaktion des Immunserums des mit Larvenbrei von *Bombinator* behandelten Kaninchens auf Larvenbrei aus *Rana*-Embryonen (*Rana esculenta* von 20 mm Länge) untersucht wurde. Die Reihe A war dieselbe wie beim 1. oben geschilderten Versuch; in der Reihe B war statt Larvenbrei von *Bombinator* die gleiche Quantität (0,5 ccm) eines solchen von *Rana esculenta* genommen worden. Es trat auch in Reihe B keine Trübung ein (Reihe B blieb vielmehr auffallend blank und klar gegenüber Reihe A; ein Kontrollversuch ergab, daß auch unvermischter *Rana*-Larvenbrei klarer ist und im Brutschrank klarer bleibt als ebensolcher von *Bombinator*).

Die bisher mitgeteilten Versuche sagen streng genommen nichts andres aus, als daß bei den drei Versuchsindividuen (und zwar bei vier Kontrollen) Präcipitine nicht gebildet worden waren. Da bei Verwendung von Material erwachsener Tiere von Nuttall u. a. solche wohl hervorgerufen worden waren, so läßt sich wohl mit Wahrscheinlichkeit annehmen, daß zwischen der Einwirkung von Organbrei aus Embryonen einerseits und aus Erwachsenen anderseits auf den Kaninchenkörper ein Unterschied besteht und also eine im letzteren Fall vorhandene spezifische Substanz im ersteren noch nicht oder in nicht nachweisbarer Menge vorhanden ist. Es könnten aber zufällig die betreffenden Kaninchenindividuen die Antikörper nicht oder noch nicht in nachweisbarer Menge gebildet haben, während andre Kaninchen (Meerschweinchen usw.) dazu wohl imstande sein könnten. Wenn es dagegen gelingt, sich darüber Sicherheit zu verschaffen, daß ein bestimmtes Kaninchen positiv den betreffenden Antikörper zu bilden vermag und bereits enthält, so wäre der Weg gefunden, um zu kontrollieren, ob auch embryonales Material die präcipitable Substanz enthält, welche durch dieses Präcipitin ausgefällt wird.

Dieser Versuch ist leicht ausführbar und zwar in der Weise, daß die Injektionen nicht mit dem Brei von Embryonen, sondern mit solchem von erwachsenen Tieren vorgenommen werden. Das betreffende Immuntier (Kaninchen) enthält dann ein Serum, welches mit Organbrei von Erwachsenen deutliche Ausfällungen ergibt. Es ist also ein spezifisches Präcipitin gebildet worden. Mischt man nun das betreffende Immunserum mit Larvenbrei derselben Species, so tritt keine Ausfällung ein. Hiergegen läßt sich nicht mehr einwenden, daß das Versuchstier ungeeignet war; denn es hat ja seine Potenz zur Bildung des fraglichen Antikörpers erwiesen. Ich teile

zunächst die betreffende Versuchsanordnung für einen der Fälle im Detail mit, damit derselbe als Beispiel für die übrigen, im wesentlichen ganz gleich behandelten diene und die vorgenommenen Prozeduren veranschauliche und erhärte.

Aus der Gewichtstabelle des betreffenden Kaninchens (Protokoll III. 06) ist zunächst zu entnehmen, daß das Tier anfangs auf die Injektion mit einer beträchtlichen Abnahme des Gewichts (bis fast $^1/_6$ des Gesamtgewichts) reagierte, daß aber allmählich eine Gewöhnung eintrat, welche sich in der geringeren Abnahme des Körpergewichts trotz gesteigerter oder später ziemlich gleichmäßig dosierter Injektionen äußerte. Injiziert wurde ein Brei, der aus allen Organen erwachsener Unken mit Ausnahme von Haut, Knochen, Darm und Ovarien durch Zerreiben mit Quarzsand im Mörser und durch Zusatz physiol. Kochsalzlösung (0,75 %) hergestellt war. Nach 1—2 Stunden ruhigen Stehens im Eisschrank ließ sich das Extrakt meist wie beim Larvenbrei mittels einer Pravatzspritze und dicker Nadel in die Bauchhöhle leicht einspritzen. Die Quantität ist bei jeder Injektion besonders angegeben. Die Tabelle lautet:

16. VI. 2230 g Körpergewicht des Versuchstieres.

1. Injektion: Mit 7 ccm des Organbreies von 3 Unken (2 ♂ und 1 ♀). Gesamtmenge des Breies 60 ccm.

18. VI. 1870 g Körpergewicht
19. VI. 2030 g -
21. VI. 2170 g. -

2. Injektion: Mit $2^1/_2$ ccm Organbrei aus 4 Unken (3 ♂ und 1 ♀). Gesamtmenge des Breies 12 ccm.

22. VI. 1940 g Körpergewicht
25. VI. 2030 g -
29. VI. 2050 g -

3. Injektion: Mit $4^1/_2$ ccm Organbrei aus 3 Unken (3 ♂), von der Oberfläche des Extraktes genommen. Gesamtmenge des Breies 12 ccm.

30. VI. 2035 g Körpergewicht
5. VII. 2150 g -

4. Injektion: Mit $4^1/_2$ ccm der Oberflächenschicht eines Organbreies, der geradeso wie bei der 3. Injektion hergestellt war.

6. VII. 2005 g Körpergewicht
9. VII. 2090 g -
12. VII. 2070 g -

I. Blutentnahme. Aus der Carotis 20 ccm Blut entnommen.

16. VII. 2045 g Körpergewicht
17. VII. 2110 g -
21. VII. 2240 g -

5. Injektion: Mit 4 ccm der Oberflächenschicht eines Organbreies, der ganz wie bei der 3. und 4. Injektion hergestellt war.

22. VII. 2090 g Körpergewicht
24. VII. 1980 g -
26. VII. 2075 g -

27. VII. II. Blutentnahme. Aus der Carotis 25 ccm Blut entnommen.

30. VII. 1860 g Körpergewicht.

6. Injektion: Mit 2 ccm der Oberflächenschicht eines Organbreies, der aus 2 Unken (1 ♂ und 1 ♀) hergestellt war. Gesamtmenge des Breies 9 ccm.

31. VII. 1940 g Körpergewicht
2. VIII. 2020 g -

III. Blutentnahme durch Verbluten.

Bereits bei der ersten Blutentnahme wurde ein Serum erhalten, welches in Organextrakt von erwachsenen Tieren deutlich eine Trübung hervorrief, aber keine Reaktion nach Mischung mit Larvenbrei zeigte. Da bei jeder Blutentnahme die positive Reaktion deutlicher wurde und also das Immunserum zu einem feineren Indikator durch fortgesetzte Einverleibung des Unkenmaterials herangezüchtet werden konnte, so war am ehesten eine Reaktion auf etwa im Larvenbrei vorhandene Spuren von präcipitabler Substanz zu erwarten, wenn das präcipitinreichste Serum, das der III. Blutentnahme, zur Kontrolle benutzt wurde. Auch hier trat aber keine Reaktion ein. Ich füge, um Wiederholungen zu vermeiden, hier nur die Details dieser letzten Versuchsreihen bei.

Es wurden aus dem verbluteten Tier (am 2. VIII.) 50 ccm Immunserum gewonnen. Einem normalen Kaninchen wurde eine Quantität Blut abgezapft, die 8 ccm Serum ergab. Schließlich wurde ein Organbrei aus drei erwachsenen *Bombinator* (3 ♂) in derselben Weise wie bei den Injektionsbreimassen hergestellt und ebenso aus 40 *Bombinator*-Larven von 15 mm Länge (Hungertieren) ein Larvenbrei gewonnen. Diese beiden Organbreie standen zunächst 1—2 Stunden im Eisschrank, wurden dann dekantiert und schließlich zentrifugiert, um möglichst klare Flüssigkeiten zu erhalten. Ich bezeichne die eine als »Erwachsenenextrakt«, die andre als »Larvenextrakt«.

Es wurden in drei Reihen A, B und C folgende Proben angestellt.

Reihe A: 11 Reagenzgläschen. Dieselben enthalten in ccm:

Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3	Nr. 4	Nr. 5	Nr. 6	Nr. 7	Nr. 8	Nr. 9	Nr. 10	Nr. 11	
0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	Erwachsenenextr.
1,0	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4	0,3	0,2	0,1	0,0	Kochsalzlös. (0,9%)
0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0	Immunserum

Reihe B: 11 Reagenzgläschen. Dieselben unterscheiden sich von Reihe A dadurch, daß statt des Erwachsenenextraktes Larvenextrakt genommen wurde.

Reihe C: 4 Reagenzgläschen. Dieselben entsprechen Nr. 1, Nr. 5, Nr. 8 und Nr. 11 von Reihe A, jedoch mit dem Unterschied, daß statt Immunserum Normalserum genommen wurde.

Nachdem die drei Reihen eine Stunde im Brutschrank unter gleichen Bedingungen gestanden hatten, waren in Reihe A Röhrchen Nr. 2 bis Nr. 11 getrübt und zwar nahm die Trübung gegen Nr. 11 hin zu. Das Präcipitat sammelt sich bei ruhigem Stehen der Serie als Niederschlag am Boden der Röhrchen an und ist bei Nr. 11 deutlich, bei Nr. 2 sehr spärlich. In Reihe B und C war in keinem der Röhrchen eine Trübung eingetreten, auch nicht später, als die Gemische 2 Stunden im Brutschrank gestanden, noch am nächsten Morgen, nachdem sie über Nacht im Eisschrank verweilt hatten. Daß in der Reihe A die Trübung nur beim Zusammentritt von Immunserum und Erwachsenenextrakt stattfindet und also eine Präcipitinreaktion sein muß, geht einmal daraus hervor, daß Nr. 1 in Reihe A völlig klar gegenüber den andern Röhrchen derselben Reihe blieb. Die beobachtete Trübung kommt also nicht durch Verweilen einer Mischung von Erwachsenenextrakt mit Kochsalzlösung im Brutofen zustande. Außerdem aber wurde durch eine besondere Kontrolle sichergestellt, daß auch eine Mischung von Immunserum mit Kochsalzlösung im Brutofen keine solche Trübung aufweist. Es wurden 2 Röhrchen genommen. Von diesen enthielt in ccm

Nr. 1	Nr. 2	
1,5	1,8	Kochsalzlösung (0,9%)
0,5	0,2	Immunserum

Nach zweistündigem Verweilen im Brutschrank war die Mischung in beiden so klar wie im Anfang.

So sicher es also ist, daß die Reaktion in Reihe A eine spezifische ist, so sicher ist durch den negativen Ausfall bei Reihe B nachgewiesen, daß die 15 mm langen *Bombinator*-Larven denjenigen chemischen Körper noch nicht oder nicht in genügender Wirksamkeit enthalten, dessen Existenz und Aktivität beim erwachsenen Tier durch die Antikörperbildung im Kaninchenserum bewiesen wird. Die weitere Annahme, welche gemacht werden könnte, daß die Larven zwar das spezifische Antigen enthalten, außerdem aber andre Körper, welche die Wirkung desselben auf den Kaninchenkörper oder die Ausfällung der entsprechenden präcipitablen Substanz durch das Immunserum verhindern, läßt sich dahin einschränken, daß die letztere Eventualität als höchst unwahrscheinlich oben erwiesen wurde. Denn die mit Larvenbrei behandelten Kaninchen ergaben ein Serum, welches auch mit Erwachsenenextrakt negativ reagierte. Letzteres besitzt aber bestimmt die Fähigkeit zu spezifischen Fällungen und hätte also (von individuellen Schwankungen abgesehen) ein vorhandenes Präcipitin nachweisen müssen. Die erstere Eventualität dagegen, daß nämlich das spezifische Antigen in den Larven zwar vorhanden, aber seine Wirksamkeit auf den Kaninchenkörper durch andre, beim erwachsenen Tier fehlende Stoffe verhindert würde, ist nicht ganz von der Hand zu weisen. Denn die Erzeugung des Antikörpers und die Ausfällung der präcipitablen Substanz durch das Präcipitin sind zwei Prozesse, welche sehr verschieden voneinander sein können. Ferner ist keineswegs ausgemacht, daß der embryonale Körper die Einfachheit gegenüber dem Erwachsenen, welche Anatomie und Histologie in vielen Fällen aufweisen, auch in seinem Chemismus besitzt. Anstatt einer einfacheren chemischen Struktur, die im Mangel des später vorhandenen spezifischen Antigens für Kaninchen also auch gegenüber dem Ewachsenen gegeben wäre, könnte eine größere Komplikation bestehen, nämlich neben dem vorhandenen Antigen ein Agens, welches dasselbe inaktiviert. Darin sind selbstverständlich beide Erklärungen gleich, daß eine große Verschiedenheit der chemischen Struktur des Embryo von *Bombinator* gegenüber dem ausgewachsenen Tier besteht.

Die hier mitgeteilten Reaktionen wurden, wenn auch nicht mit derselben Intensität so doch mit genügender Deutlichkeit, bei demselben Versuchskaninchen (S. 572) auch mit dem zuerst (am 12. VI.)

und an 2. Stelle (27. VI.) gewonnenen Serum erzielt. Es wurde dabei auch Reihe C ganz analog Reihe A mit 11 Röhrchen ausgestattet und dadurch die Übersicht erleichtert, während bei den am 2. VIII. angestellten Versuchen Reihe C eingeschränkt werden mußte, um das Normalserum für andre, gleich mitzuteilende Versuche zur Verfügung zu halten. Ebenso wurde die am 2. VIII. nur in zwei Röhrchen angestellte Kontrolle einer Mischung von Kochsalz und Immunserum bei andrer Gelegenheit in einer Suite von 11 Röhrchen aufgestellt. Die Resultate waren aber immer dieselben. Es sei noch erwähnt, daß am 27. VII. (bei der II. Blutentnahme) die Trübung bei Einwirkung des Erwachsenenextraktes auf das Immunserum in Reihe A viel deutlicher war als bei der I. Blutentnahme (12. VII.), und zwar war Röhrchen 2 bereits um so viel trüber als Röhrchen 1, wie meiner Erinnerung nach am 12. VII. erst Röhrchen 11 gewesen war. Es war also schätzungsweise eine zehnfach größere Wirksamkeit des Immunserums nach der 5. Injektion, welche zwischen diese beiden Blutproben fiel, vorhanden als vor derselben konstatiert worden war.

Bei zwei andern Kaninchen wurde durch dreimalige Injektion von Organbrei erwachsener Unken ein Serum erzielt, welches dieselben Reaktionen, allerdings weniger deutlich erkennen ließ wie das nach Tabelle S. 572 zuerst gewonnene Serum. Auch Larvenextrakt verhielt sich demselben gegenüber völlig negativ.

Leider standen mir zu der Zeit, als ich das besonders wirksame Immunserum von dem am längsten behandelten Kaninchen erhielt, im August, nicht genügende Mengen verschieden alter *Bombinator*-Larven zur Verfügung, um feststellen zu können, in welchem Stadium das Extrakt von Larven oder jungen Unken seine Wirksamkeit auszuüben beginnt. Immerhin konnte ich etwas ältere Larven verwenden als diejenigen von 15—20 mm Länge, von welchen bisher die Rede war, und zwar solche, welche sich bei den embryonalen Transplantationen und deren Ergebnissen als besonders wichtig erwiesen hatten.

Zunächst stellte ich aus fünf Embryonen von 22 mm Länge nach Exenteration ein Extrakt (in derselben Weise wie bei jüngeren Embryonen) her. Diese Larven waren sämtlich sehr kräftige Tiere, welche zapfenförmige Anlagen hinterer Extremitäten besaßen. Es ist das ein Stadium der Gliedmaßenentwicklung, welchem die Bildung der ersten Andeutungen von Zehenanlagen und der Abplattung für die Fußanlage unmittelbar folgt. Es wurde eine Reihe von 11 Röhrchen angesetzt analog Reihe C (S. 574) und zwar mit dem Larvenextrakt aus den 22 mm langen Embryonen. Verglichen mit Reihe B

und Reihe C (S. 574) ergab sich kein Unterschied in der Trübung. Es waren also diese Larven von 22 mm noch ebenso unwirksam wie die jüngeren.

Wenn sich bei den Gliedmaßen die Zehen gebildet haben, ist eine lebhafte Blutcirculation in einem Randgefäß am Lebenden leicht erkennbar, welches die Fingeranlagen eine nach der andern umzieht. Vorher sind in den Extremitäten wohl Blutgefäße und Blutkörperchen vorhanden, eine deutliche und lebhafte Circulation ist aber erst zu bemerken, wenn die ersten Spuren der Hand- bzw. Fußbildung sichtbar werden. Es war deshalb wichtig, gerade dieses Stadium biochemisch zu untersuchen, weil mit dem Eintreten der Blutcirculation schädliche Wirkungen der Komponenten eines aus zwei verschiedenen Species gepaarten Tieres besondere Verbreitung finden könnten. In der Tat ergeben sich bei der Implantation von Extremitätenanlagen der *Bombinator*-Larven auf *Rana esculenta* oder umgekehrt besondere Schwierigkeiten für die weitere Entwicklung der inoculierten Gliedmaße von dem Augenblick an, wo die Zehenanlagen auftreten sollen. Das zapfenförmige Stadium, welches bei den Larven von 22 mm Länge biochemisch geprüft wurde, wird anstandslos von den Implantaten erreicht. Dann aber tritt ein Stillstand in der Weiterentwicklung der implantierten Gliedmaße ein, obgleich der Autosit mit seinen Extremitäten sich normal weiter entwickelt. Dieses Resultat konnte ich an einer großen Zahl von Fällen immer in der gleichen Weise beobachten. Schließlich ist der Autosit der Metamorphose nahe und seine Extremitäten sind fertig entwickelt, immer aber ist das implantierte gattungsungleiche Knöspchen auf dem zapfen- bzw. walzenförmigen Stadium verblieben, welches unmittelbar vor dem Auftreten der Zehenanlagen in der typischen Entwicklung charakteristisch ist. Ganz anders verhalten sich artgleiche Implantate. Pfropft man die Extremitätenanlage von *Bombinator* auf eine andre Unkenlarve, so geht die Entwicklung des Parasiten ganz parallel den typischen Gliedmaßen des Autositen bis zur Metamorphose und über dieselbe hinaus vor sich (Braus, 1903 u. f.).

Wenn der spezifische Körper, welchen wir beim erwachsenen *Bombinator* biochemisch kennen gelernt haben, etwas mit der Hemmung zu tun hat, welche zur Zeit der lebhaft werdenden Blutcirculation implantierte Extremitätenanlagen auf gattungsungleichem Boden befällt, so müßte derselbe bei solchen Embryonen aktiv und also geradeso wie bei erwachsenen Tieren derselben Species nachweisbar sein. Um dies zu prüfen wählte ich eine *Bombinator*-Larve (Protokoll Mo 1, 06)

aus, auf welche im frühesten Entwicklungsstadium der Gliedmaßen eine Extremitätenknospe einer andern *Bombinator*-Larve transplantiert worden war. Es handelte sich um eine rechte vordere Extremität, welche neben die rechte hintere Gliedmaßenanlage des Autositen inoculiert worden war und sich hier durch Verdoppelung, wie sie häufig bei solchen Implantaten eintritt, zu zwei Vorderbeinen entwickelt hatte (vgl. Braus, 1905). Der Autosit war bis zu 27 mm Länge herangewachsen. Seine Hinterbeine wiesen vier Zehenanlagen und die erste Andeutung der fünften Zehe auf. An ihnen war das Randgefäß mit lebhafter Circulation deutlich. Ebenso auch bei den beiden parasitären Vorderbeinen, welche die erste Zuspitzung des Zapfens, die früheste Andeutung der Fingerbildung, besaßen. Das ist genau das Stadium, in welchem, falls die Transplantation nicht auf *Bombinator* sondern auf *Rana* stattgefunden hätte, die Hemmung der Entwicklung des Parasiten erfolgt wäre. Es zeigte sich jedoch, daß biochemisch ebensowenig eine Reaktion mit dem gut wirksamen Immunserum zu erzielen war, wie bei den jüngeren Embryonen. Auch hier wurde so verfahren, daß das Tier nach Exenteration zu einem Brei verrieben wurde. Es ergaben sich nach Dekantieren und Centrifugieren 7 ccm Extrakt, mit welchem eine Reihe von 11 Röhrchen analog der Reihe B (S. 574) beschickt wurden. Eine Trübung trat im Vergleich zu den andern mit Larvenextrakten hergestellten Reihen in keinem der Röhrchen ein. Allerdings handelt es sich bei dem Extrakt um eine relativ geringe Substanzmenge. Es ist aber bekannt, daß gerade Präcipitine aus minimalen Substanzspuren Fällungen herbeizuführen imstande sind (z. B. beim forensischen Nachweis von Blutspuren durch die Präcipitinmethode).

Soweit die hier mitgeteilten Experimente eine Einsicht in die biochemische Natur verschiedenalter *Bombinator*-Larven gestatten, liegt also in der Tat der Fall so, wie in der Einleitung dargelegt wurde, daß in bestimmten Stadien, welche biologisch sich gattungsungleichem Material gegenüber refraktär zu verhalten schienen, doch biochemisch ein so exquisit artspezifischer Körper wie das beschriebene Präcipitin noch nicht reagiert.

Weitere biologische und biochemische Versuche, deren Hand-in-Handarbeiten auf diesem Gebiet gewiß reichen Erfolg haben könnte, müssen erst ergeben, ob wirklich hier innere Beziehungen bestehen. Denn ich möchte keineswegs behaupten, daß nicht ganz andre Stoffe, als die hier untersuchten, toxisch auf art- oder gattungsungleiche

embryonale Transplantate wirken oder daß nicht anderseits für die Entwicklung des Parasiten notwendige Stoffe in dem Autositen von einer gewissen Entwicklungsstufe ab fehlen könnten.

Noch nach einer andern Richtung ist unser Befund nicht ohne Interesse. Es könnte daran gedacht werden, sich verschiebende Organanlagen in künstlich aus artungleichen Komponenten zusammengesetzten Tieren mittels der Präcipitinmethode auf ihre spezifische Herkunft zu bestimmen[1]) und sie auch dann auf diese Weise zu verfolgen, wenn die mikroskopischen Methoden versagen. Es wäre dies sehr wichtig, da bekanntlich viele Gewebsarten bei verschiedenen Species einander optisch so ähnlich sehen, daß wir zurzeit Schwierigkeiten haben, ihre Artmerkmale aufzuzeigen. Leider läßt uns aber die biochemische Methode der Präcipitinbestimmung hier ebenfalls im Stich, weil eben die in Betracht kommenden jüngeren Stadien kein Präcipitin, also auch keine spezifische Substanz im Versuchstier erzeugen.

Die Resultate der vorliegenden Untersuchung lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1) Ein chemischer Körper, welcher in erwachsenen Exemplaren von *Bombinator pachypus* existiert und zwar dadurch charakterisiert ist, daß er im Serum von Kaninchen ein für *Bombinator* spezifisches Präcipitin erzeugt, ist bei Embryonen von derselben *Bombinator*-Art nicht nachweisbar. Es besteht also bei den Unken eine wichtige biochemische Differenz zwischen embryonalen und ausgewachsenen Körperelementen.

2) Der unter Nr. 1 charakterisierte chemische Körper ist auch in solchen Stadien der Embryonalentwicklung noch nicht nachweisbar, in welchen eine lebhafte Blutcirculation zustande kommt, mittels derselben in Kompositionen aus art- oder gattungsungleichen Komponenten ein schädliches Einwirken artspezifischer Substanzen seitens des Parasiten auf den Autositen oder umgekehrt angenommen werden könnte und in der Tat durch die bisherigen biologischen Versuche eine Verzögerung und Hemmung der Entwicklung beobachtet wurde. Letztere kann also nicht auf einer vergiftenden biochemischen Wirkung seitens des genannten artspezifischen Körpers beruhen. Vielleicht ist sie nur eine durch ungeeignete technische Maßnahmen bedingte Zufälligkeit.

[1]) Gelegentlich eines Vortrages über embryonale Transplantation wurde ich von physiologischer Seite auf diese Möglichkeit hingewiesen.

Literaturverzeichnis.

G. Born, Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Leipzig 1897. (Sonderdr. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IV. Heft 3/4.)

H. Braus, Versuch einer experimentellen Morphologie. Münch. mediz. Wochenschr. Jahrg. 50. Nr. 47. München 1903.

—— Einige Ergebnisse der Transplantation von Organanlagen bei Bombinator-Larven. Verhandl. Anat. Gesellsch. 18. Vers. Jena. Jena 1904.

—— Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwicklung peripherer Nerven. Anat. Anzeig. Bd. 26. Jena 1905.

—— Experimentelle Beiträge zur Morphologie. Bd. I. Heft 1. Vorwort. Leipzig 1906.

A. Giardina, Ricerche sperimentali sui girini di Anuri. Rendic. del Convegno dell' Unione Zool. ital. Monitore Zool. ital. Anno 16. 1905.

M. Jacoby, Immunität und Disposition und ihre experimentellen Grundlagen. Wiesbaden 1906.

George N. F. Nuttall, Blood immunity and blood relations ship. Cambridge 1904 (auch in British Medical Journal. Vol. I for 1902).

M. Philippson, Sur les propretés spécifiques et génériques des sérums sanguins et leur importance au point de vue zoologique. Recueil des travaux du laborat. de Physiol. (Instituts Solvay). Vol. V (zitiert nach Nuttall, mir nicht zugänglich).

R. Rössle, Über die chemische Individualität der Embryonalzellen. Münch. mediz. Wochenschr. Bd. 52. München 1905.

H. Sachs, Über Differenzen der Blutbeschaffenheit in verschiedenen Lebensaltern. Centralbl. f. Bakteriol. etc. 1. Abt. Originale. Bd. 34. Jena 1903 (dort die übrige Literatur zitiert).

Über die Einwirkung karbonatfreier und kalkfreier Salzlösungen auf erwachsene Kalkschwämme und auf Entwicklungsstadien derselben.

Von

Otto Maas

(München).

Die Versuche, die früher von mir über die Aufzucht von Kalkschwämmen in karbonatfreiem Seewasser angestellt wurden, galten in erster Linie morphologischen Fragen der Entwicklung: der Differenzierung der Gewebszellen und dem Aufbau der Nadeln. Physiologisch-chemische Punkte, die sich dabei ergeben haben — direkte Notwendigkeit der Karbonate, Unmöglichkeit aus einem andern Kalksalz (Gips) die Skeletelemente durch Umsetzung aufzubauen — lassen eine genauere Untersuchung auch in dieser Richtung wünschenswert erscheinen.

Das früher von mir benutzte »künstliche« Seewasser (s. 1904a, S. 3) war eine Lösung von eingedampftem natürlichem Seesalz, die der Karbonate und Silicate entbehrte, also aus den Chloriden und Sulfiden bestand; aber es wäre auch möglich, daß diese Lösung noch andre wirksame Bestandteile, wenn auch vielleicht in kleinster Menge, enthielt, die in einer völlig künstlichen Lösung ausgeschaltet werden können. Als solche benutzte ich diesmal eine Lösung aus den einzelnen Hauptsalzen, ungefähr nach Herbst (1897, S. 651), etwas über 30 g NaCl, 0,7 KCl, 4—5 $MgCl_2$, 2,5 $MgSO_4$, und 1 $CaSO_4$ in einem Liter Wasser bei etwa 15—18°, und ferner eine zweite Lösung, in der auch der letztgenannte Bestandteil, der Gips, fehlte, um festzustellen, ob Ca überhaupt für die Entwicklung von Bedeutung ist, auch abgesehen vom Skeletaufbau.

Für die Versuche an Larvenstadien hat diesmal fast ausschließlich *Sycandra raphanus* gedient. Zwischen dieser Art und *S. setosa*, deren postlarvale Entwicklung ich früher ausführlich beschrieben

habe (1898 b und 1900), bestehen einige kleine Unterschiede, die die letztere Art bereits auf diesem frühen Stadium deutlich charakterisieren, so die vorzeitige und stärkere Ausbildung der Dreistrahler. Die von mir in Rovigno studierte *S. setosa* besitzt bereits deren zahlreiche und große auf einem Stadium, wo *raphanus* in dem Wald von Einstrahlern kaum einen oder zwei erkennen läßt; auch in der Streckung des Schwämmchens, der Ausbildung des Osculums existieren einige zeitliche Unterschiede; die gewebliche Ausbildung ist aber durchaus die gleiche, so daß ich mich bei der Beschreibung meiner durch die Versuche erhaltenen Stadien auf meine frühere Auffassung der Normal-Entwicklung beziehen kann. Auf etwaige Modifikationen, die sich durch die MINCHINsche Auffassung der *Sycandra*-Larve ergeben würden, die in ihr noch Archäocyten annimmt (1900, S. 75) sowie durch die vorläufigen Mitteilungen HAMMERS (1906 a u. b), gedenke ich, soweit sie nicht unten berührt werden, noch an andrer Stelle einzugehen.

Die Gewinnung der Larven und die Überführung in die künstlichen Lösungen geschah wie früher von mir beschrieben (1900, 1904 a), ebenso der nachträgliche Zusatz von Karbonat oder Kalk, und die nachträgliche Entziehung, wenn die Metamorphose im normalen Medium erfolgt war. Zur Ergänzung der letzteren Versuche diente auch die Kalkentziehung bei ausgebildeten Syconen und Asconen, die ich in verschiedenen Abweichungen — völlige Kalkentziehung, Karbonatentziehung, allmähliche Verdünnung — probierte. Die Versuche wurden teils in der Zoologischen Station zu Triest (Frühjahr 1905), teils in der Zoologischen Station Neapel (Frühjahr 1906) angestellt. Herrn Professor CORI in Triest und allen Herren der Neapler Station habe ich wie stets für das freundliche Entgegenkommen meinen verbindlichsten Dank zu sagen.

A. Die Metamorphose der Larven in künstlicher karbonatfreier Lösung.

In der künstlichen, nur aus den oben erwähnten fünf Salzen bestehenden Lösung erfolgt die Metamorphose ganz wie früher beschrieben für die Lösung, die aus den natürlichen, durch Eindampfen gewonnenen Salzen hergestellt ist. Es kommt zum Ansetzen, zur sog. Umkehr der Schichten, Kalknadeln werden nicht gebildet; trotzdem zeigt sich ein Hohlraum, ja mitunter auch ein Osculum. Die Hohlraumbildung kann sogar noch nachträglich erfolgen; an Exem-

plaren, die zuerst ganz flach ausgebreitet waren[1]), weil sie sich an der Wasseroberfläche angesetzt hatten, und die dann in karbonatfreiem Wasser unter das Deckglas gebracht wurden, konnte ein Zusammenziehen der platten Form zur rundlichen, ein Aufblähen unter Hohlraumbildung und schließlich der Durchbruch eines Osculums unter entsprechenden Bewegungen der Dermalzellen beobachtet werden. Die dazu notwendige Festigung bei Ausschluß der Kalkgebilde wird hier durch die stärkere Entwicklung und Erhärtung der Grundsubstanz erzielt. Spicula-ähnliche Bildungen in der Form, aber ohne kohlensauren Kalk kommen auch hier zur Ausprägung; namentlich die Zellen, die sonst die massig angehäuften, tangential herausragenden Einstrahler bilden, sind auch hier in ihrer Tätigkeit zu sehen, indem sie, von den andern Dermalzellen gut unterscheidbar, weit über die Oberfläche herausragen, mit schattenartigen gekörnelten Stabbildungen, die aber von Karbonat ganz frei sind. Wenn nur diese, und nicht auch wie früher die charakteristischen Dreistrahler als organische Formen ohne Kalk beobachtet wurden (1904), so liegt dies daran, daß die betreffende Species, *S. raphanus*, Dreistrahler auf so frühem Stadium viel weniger hervorbringt als *setosa*, so daß

---

[1]) Eine solche extreme Abflachung ist ja gewiß ein abnormer Fall; aber man sieht daraus, daß doch zur Weiterausbildung das ursprüngliche Vorhandensein eines Hohlraumes nicht nötig ist, nicht einmal bei karbonatfreiem Wasser, und in der Normalentwicklung um so weniger. Bei der großen Wichtigkeit, die Hammer für seine Deutung der Vorgänge beim Ansetzen als Gastrulation dem Vorhandensein eines Hohlraumes beimißt, möchte ich dies hier noch einmal hervorheben. Ich habe dies nicht nur, wie Hammer zitiert, »nach neuen, bisher unveröffentlichten Beobachtungen« in meiner Arbeit über Cornacu-Spongien (1894) gelegentlich erwähnt, sondern auch in einer Arbeit über *Sycandra* selbst ausführlicher besprochen (1900, S. 219, 222). »Ein innerer Hohlraum, der aus der Einstülpung übrig geblieben wäre, ist auf diesem Stadium meist nicht zu erkennen, sondern es bilden die Geißelzellen eine kompakte Masse, deren einzelne Elemente ... auch nicht auf einen virtuellen Hohl- oder Spaltraum zu orientiert sind, vielmehr wirr durcheinander liegen.« Daß ein Hohlraum beim Ansetzen in der Regel zustande kommt, habe ich selbst immer angenommen, daß er aber nicht absolut nötig ist und daß er jedenfalls nicht zum Gastralraum des jungen Schwämmchens sich zu erhalten braucht, zeigen mir zahlreiche selbstbeobachtete Fälle. Auch ist sein Verschwinden oder ev. Nichtauftreten nach dem, was wir durch Minchins Untersuchungen über das »pupale« Stadium der Asconen und über ihre Kontraktionszustände im Erwachsenen wissen (1896 und 1900), wo die Geißelzellen mit den Porenzellen zusammen eine kompakte Masse bilden, leicht verständlich. Hier muß es schon deshalb hervorgehoben werden, weil für das Einsetzen der Kalkentziehung nach der Metamorphose (s. unten S. 588) es nicht ganz gleichgültig ist, ob wir solch kompakte ungeordnete Zellmasse oder bereits einen *Ascon*-artigen Hohlraum vor uns haben.

sie auch normalerweise in dem Besatz von Einstrahlern fast verschwinden.

Es steht also alles in allem die künstliche Lösung hinter der »natürlichen« karbonatfreien nicht zurück; höchstens ist das Festsetzen hier etwas verzögert, die Ausbildung etwas langsamer. Während bei den früheren Versuchen kein zeitlicher Unterschied gegenüber der Normalentwicklung festzustellen war, vielmehr die Metamorphose im karbonatfreien Seewasser ebenso schnell beendigt schien wie in normalem, bleiben hier die Larven länger schwärmend, wie die der Kontrollkulturen[1]).

Die skeletlosen Schwämmchen halten sich auf die Dauer nicht, sondern kollabieren unter den früher erwähnten Erscheinungen, wenn ihnen nicht rechtzeitig karbonathaltiges Wasser zugesetzt wird. Die Erholung ist aber hier weniger gut möglich als bei den früheren Versuchen mit Seesalzlösung und nachträglichem Karbonatzusatz. Vielleicht liegt dies nur daran, daß die Larven hier bis zum Ansetzen längere Zeit der Wirkung des anormalen Mediums ausgesetzt blieben als bei den früheren Versuchen; vielleicht auch daran, daß hier noch andre Bestandteile fehlen. Hier sind jedenfalls dann die Zellen so geschädigt, daß es auch bei genügendem Karbonatzusatz nicht oder nur in sehr geringem Maß zur nachträglichen Bildung von Kalknadeln kommt. Das ganze Schwämmchen, wie das Plasma der einzelnen Zellen erscheint trüber, die Hohlraumbildung schreitet nicht fort, auch wenn das Gebilde selbst noch einige Tage am Leben bleibt.

B. Die Entwicklung in gänzlich kalkfreiem Wasser.

Von einer Metamorphose in einer derartigen Lösung, der auch der Gips fehlt, die also nur die ersterwähnten vier Salze enthält, kann man nicht reden und auch kaum von einer eigentlichen Entwicklung. Die Amphiblastulalarven schwärmen lange Zeit herum, aber

[1]) Auch dies spricht dafür, daß, wie ich an andrer Stelle hervorgehoben habe, ein kurzes Larvenleben, ein rasches Ansetzen, Zeugnis für eine gesunde Entwicklung darstellen. Bei den Cornacu-Spongien sind es besonders die spät in der Aquariumszucht ausgeschwärmten Larven, die außer solchen Verzögerungen im Ansetzen auch mancherlei Unregelmäßigkeiten zeigen: bei Syconen sind die später ausschlüpfenden Larven bei genügender Fürsorge für das Wasser noch normal ansatzfähig, zeigen aber doch eine merkliche Verzögerung beim Ansetzen gegenüber den aus frisch angekommenen Exemplaren ausgeschwärmten Amphiblastulae.

nicht in normaler Weise an der Oberfläche[1]) und nach dem Licht zu, sondern rotieren am Boden. Die Wimperbewegung selbst wird durch die völlige Kalkentziehung nicht gestört (dies stimmt überein mit den Untersuchungen von HERBST an Wimperblastulae), wohl aber wird der Zellverband im Laufe der Zeit — noch am fünften Tage sind solche Larven nicht zum Ansetzen gekommen — gelockert; namentlich an den Körnerzellen des Hinterendes. Zuerst fallen einzelne heraus, die noch von der Larve wie ein Schwänzchen am Hinterende mitgeführt werden, bis sie ganz abfallen; die schlanken epithelartig schließenden Geißelzellen des Vorderendes halten besser zusammen; das Vorderende wird dadurch, je mehr die Körnerzellen abfallen, scheibenförmig vergrößert und herausgewölbt. Manche der am Boden rotierenden Larven machen Ansatzversuche; dabei ist deutlich zu sehen, daß es die wenigen noch verbliebenen Körnerzellen sind, die zum Festheften dienen, während die Geißelzellen sich zu einer kompakten Masse zusammenballen.

Die längere Einwirkung des kalkfreien Wassers bietet ein Mittel zur völligen Abtrennung der Körnerzellen, so daß schließlich nur eine rein aus Geißelzellen bestehende »Blastula« übrig bleibt. Man kann dann durch Übertragung solcher isolierter Geißelzellenhälften einer ehemaligen Amphiblastula in normales Seewasser über die Natur der beiden Larvenhälften und über die Potenzen der Zellen eine Vorstellung gewinnen. Die erwähnten Wimperblastulae, die der vorderen

---

[1]) Auch nach meinen neuen Erfahrungen muß ich gegenüber einer Bemerkung HAMMERS bestätigen, daß die Larven nicht nur die Oberfläche, sondern auch die Lichtseite bevorzugen. Daß in einem mit schwärmenden Amphiblastulastadien angefüllten Zuchtglas auch eine Anzahl an der vom Fenster abgekehrten Seite sich herumtreibt, ist selbstverständlich; jedoch läßt sich durch bestimmt gerichtetes Licht und entsprechende Abblendung der Heliotropismus deutlich zeigen. Die Erscheinungen sind dabei wohl komplizierter und nicht zu allen Zeiten, z. B. nach längerer Lichteinwirkung, die gleichen; aber die allgemeine Neigung zur Lichtseite geht schon daraus hervor, daß in den Zuchtschalen die angesetzten Stadien mehr oder weniger einen Halbring nach der dem Licht zugekehrten Seite an der Wasseroberfläche der Schale bildeten, während die andre Hälfte der Schale fast frei blieb. Nach der Stelle der intensivsten Belichtung war der Halbring stets dünner, zu beiden Seiten zeigten sich besonders starke Anhäufungen von angesetzten Schwämmchen, auf der entgegengesetzten Seite saßen nur vereinzelte Exemplare. Besonders dunkel pigmentierte Zellen der Amphiblastula, fast an der Grenze von Körner- und Geißelzellenschicht (die übrigens verschieden gut ausgebildet sind bei verschiedenen Individuen und Arten), scheinen mir mit der Lichtperception in Zusammenhang zu stehen. Ob noch weitere Differenzierungen in den Zellen, wie bei primitiven Cölenteraten, vorhanden sind, wäre zu untersuchen.

Hälfte entsprechen, können längere Zeit, noch über eine Woche, munter umherschwärmen. Veränderung der Geißelzellen, Umwandlung in Körnerzellen, wie sie von Minchin bei der normalen *Ascon*-Larve, von mir bei *Oscarella* beschrieben worden sind, finden dabei nicht statt. Solche Larven gelangen niemals zum Ansetzen; sie verhalten sich also durchaus wie die von Driesch gewonnenen »animalen« Teile des Echinidenkeimes.

Vielleicht ist dies auch ein weiteres Moment, um Stellung zu nehmen zur Frage, ob die Geißelzellen nicht trotz ihres späteren Schicksals und der Lage im Inneren dem Ectoderm der Cölenteraten und übrigen Tiergruppen zu vergleichen sind. Die Beantwortung dieser Frage wird natürlich nie mit absoluter Sicherheit erfolgen können, sondern stets subjektiv sein (s. Maas, 1894, S. 425); immerhin glaube ich aber, daß nach den Untersuchungen und Erörterungen von Delage, Minchin und mir (s. mein Referat 1898a, S. 595), die Wagschale sehr zugunsten der Auffassung neigt, in den Geißelzellen der Spongien kein Homologon des Entoderms der übrigen Metazoen zu sehen. Nachdem aber jetzt Hammer aufs neue und nachdrücklichst nur die Auffassung gelten lassen will, wonach die Einstülpung dieser Geißelzellen beim Festsetzen als Entodermbildung anzusehen ist, möchte ich doch das Ergebnis dieser experimentellen Trennung hier hervorheben als einen weiteren Grund, den Vorgang beim Festsetzen nicht als Gastrulation, sondern als Umkehr bzw. Umwachsung der Schichten aufzufassen.

Umgekehrt können Körnerzellenhälften der Larve allein, d. h. am Boden zurückgebliebene Haufen von Körnerzellen, denen die Geißelzellen davon geschwommen sind, nach Übertragung in normales Seewasser noch die Festheftung ausführen und einen gastralen Hohlraum zur Ausbildung bringen; doch ist bei diesen Fällen nicht ganz sicher, ob es sich um rein »vegetative« Hälften handelt, denn es könnten einige Geißelzellen zurückgeblieben sein, oder die »Archäocyten«, die nach Minchin auch für die *Sycandra*-Larve noch außer den Körnerzellen anzunehmen sind, sich differenzieren und als Wiederholung der embryonalen Leistung die Nachlieferung von Geißelzellen übernehmen, so wie es laut Evans (1899) die analogen Zellen der *Spongilla* tun.

Wenn man weniger veränderte Amphiblastulalarven, also solche, bei denen noch genügend Körnerzellen vorhanden sind, und der Zellverband kaum merklich gelockert ist, aus dem gänzlich kalkfreien Wasser in normales überträgt, so ist eine Erholung und die Erzielung eines funktionierenden Schwämmchens mit Poren, Osculum und Nadeln

noch möglich; aber es braucht dazu längere Zeit, und das Produkt gleicht doch nie ganz dem normalen. Die gebildeten Nadeln bleiben auffallend gering an Zahl, die gastralen Zellen ordnen sich nicht so regelmäßig an, die dermalen Zellen, selbst des festsitzenden Schwämmchens, sind lockerer und bilden kein so gut schließendes Epithel wie beim normalen Tier. Ob es sich da nur um eine zeitliche Verzögerung oder bleibende Verkümmerung handelt, kann ich nach meinen Versuchen nicht entscheiden. Auffallend ist, daß, wenn die Überführung aus dem kalkfreien Medium nicht gleich in normales sondern zunächst in ein karbonatfreies, aber gipshaltiges Wasser geschieht, diese histologischen Defekte nicht hervortreten. Die Nadelbildung bleibt natürlich dann ganz aus; aber sonst bilden sich Gastral- und Dermalepithel in derselben regelmäßigen Weise wie früher beschrieben, und fast sämtliche Larven kommen zum Ansetzen, während dies bei den direkt in normales Seewasser übertragenen Larven nur einer kleinen Anzahl gelang. Werden solche Schwämmchen, die zuerst in ganz kalkfreiem, dann in karbonatfreiem aber gipshaltigem Wasser gewesen sind, und ihren Hohlraum ausgebildet haben, nachträglich noch in normales Seewasser überführt, so kann noch eine völlig ausreichende Nadelbildung und ein Weiterwachsen wie bei den Kontrollkulturen eintreten. Es scheint also, daß das gipshaltige karbonatfreie Wasser den Übergang **aus** dem gänzlich kalkfreien Medium (und **in** dasselbe) erleichtert.

C. Nachträgliche Entziehung des kohlensauren Kalkes.
(Überführung der metamorphosierten Schwämmchen in karbonatfreie Mischung.)

Für die Wirkung der Karbonat- und Kalkentziehung bildet das Festsitzen der Larve einen entscheidenden Wendepunkt, wie früher erörtert (1904a u. b, Tabellen); aber auch nachher sind nicht alle Stadien, in denen die Entziehung einsetzt für die Wirkung gleichgültig. Die **Nadeln** allerdings erscheinen sofort nach dem Ansetzen in großer Menge, und die Einwirkung des karbonatfreien oder kalkfreien Mediums auf sie macht sich bei dem eben angesetzten Schwämmchen in gleicher Weise geltend wie später. Die **Zellschichten** sind aber nicht sofort nach dem Ansetzen schon in typischer Weise — außen Dermalschicht, innen Gastralepithel — gelagert, sondern ordnen sich erst nach und nach; die Porenzellen liegen auch hier, wie es Minchin für *Leucosolenia* beschrieben hat (1896) zunächst noch

innen unter den Gastralzellen; diese selbst liegen, wie früher von mir beschrieben (1900), in einer mehr gedrängten Masse zusammen, ehe sie sich zum Hohlraum anordnen. Es ist für die Einwirkung des anormalen Mediums nun nicht bedeutungslos, ob diese Gastralzellen schon ihre richtige histologische Ausprägung erhalten haben, mit ihren Geißeln schlagen können, und ob die Porenzellen bereits funktionsfähig sind, oder ob beides noch nicht der Fall ist.

Die Einwirkung auf die Nadeln zeigt sich am lebenden Objekt in jüngeren und älteren festsitzenden Stadien am ersten und zweiten Tag, bei der künstlich karbonatfreien Mischung in ähnlicher Weise wie früher bei der natürlichen karbonatfreien beschrieben wurde. Nach einigen Stunden erscheinen die Nadeln an und in den Schwämmchen bereits sehr angegriffen; manche sind in ihrem Zusammenhang mit dem Schwämmchen gelockert und fallen einzeln heraus; die im Schwämmchen selbst stecken bleibenden erscheinen von außen nach innen angenagt und verschwinden schließlich. Der Weichkörper zeigt noch länger Lebenstätigkeit; er ist zwar etwas trüber wie normal, aber sonst in gutem Zustand; die Gastralzellen versuchen noch die Bildung eines Hohlraumes, die Dermalzellen zeigen ihre gewebliche Fortbildung, und die Weiterentwicklung wird erst ganz allmählich, im Lauf von Tagen sistiert, nachdem die Nadeln längst verschwunden sind. Auch deren Auflösung braucht einige Zeit; das völlige Verschwinden wurde am lebenden Objekt nicht vor dem andern Tag beobachtet; es ist also kein einfacher, durch das Medium verursachter chemischer Auflösungsprozeß, sondern ein recht langsamer, wohl vital d. h. physiologisch bedingter Vorgang. Auch erscheint die Abschmelzung bei den einzelnen Individuen verschieden weit vorgeschritten. Die früher herausgefallenen Nadeln, die nicht mehr in Zusammenhang mit einem Schwämmchen liegen, werden nicht angegriffen; auch dies spricht dafür, die Abschmelzung als einen durch Lebenstätigkeit des Schwammkörpers erfolgenden Prozeß anzusehen und gegen die Annahme einer auflösenden Säure (etwa CO_2) in Wasser.

Diese Zurückweisung ist auch für die Versuche der frühen Karbonatentziehung an Larven wichtig; denn sonst könnte ja gegen die früheren Folgerungen aus der Nichtbildung des Kalkskelets in karbonatfreiem Wasser (s. 1904a S. 5) noch eingewandt werden, daß es nur deswegen nicht zur Bildung eines Skelets gekommen sei, weil das betreffende Wasser Kohlensäure enthalten hätte. Zwar ist das für die Lösungen benutzte Wasser damals und diesmal gekocht und geprüft worden; auch macht der Verlauf der früheren Experi-

mente (die sofortige Wiederbildung des Skelets, wenn Spuren von Karbonat wieder zugefügt werden) eine derartige Auslegung unwahrscheinlich; aber doch ist eine Entscheidung durch das Experiment noch wünschenswert. Noch besser als durch die erwähnte Erhaltung der herausgefallenen Nadeln ergibt sie sich durch folgenden Versuch.

Unter günstigen Bedingungen sind die an der Wasseroberfläche angesetzten Schwämmchen außerordentlich zahlreich und bedecken sich alle sehr schnell mit einem dichten Pelz von Nadeln; sie ziehen gleichsam in einer Schicht das Karbonat des Seewassers aus. Durch aufgelegte Deckgläser kann man solche Schwämmchen sammeln und ihnen so gleichzeitig eine Stütze geben; denn sonst gehen sie am Oberflächenhäutchen des Wassers durch Abflachung natürlich ein, währenddem die an der Glaswand befindlichen sich aushöhlen, Oscula bilden und weiter wachsen. Aber auch die an den Deckgläsern geborgenen können nicht alle sich weiter entwickeln; denn sie sitzen gar zu dicht (ich habe über 1000 auf dem qcm schätzen können), als daß sie alle prosperieren können; eins muß dem andern notwendigerweise Nahrung und Atmung hindern und so werden bald eine Anzahl ausgeschieden und sterben ab, über die dann Infusorien herfallen und den Zellinhalt ausfressen. Der dichte Nadelpelz bleibt aber bestehen; die einzelnen Nadeln stützen sich gegenseitig und halten so fest, daß man geradezu von einem zurückbleibenden Gehäuse reden kann. Wenn man nun etwa am dritten Tag solche aufgelegten Deckgläser, die außer lebhaft funktionierenden Schwämmchen (man kann unter dem Mikroskop das Schlagen der Geißeln im Gastralraum und die Zellbewegung am Osculum kontrollieren), absterbende Exemplare und leere »Gehäuse« enthalten, in das karbonatfreie Wasser bringt, so bleiben gerade die Gehäuse intakt, was bei Kohlensäuregehalt des Wassers nicht möglich wäre, und gerade die gesunden Schwämmchen zeigen den geschilderten Verlust der Nadeln mit Abfall- und Abschmelzungserscheinungen.

Wodurch dieser nachträgliche Verlust der Nadeln in Wirklichkeit verursacht wird, ist eine schwierige Frage; denn an und für sich ist gar nicht einzusehen, warum überhaupt in dem karbonatfreien Medium, wenn auch keine neuen Spicula mehr gebildet werden können, die schon gebildeten wieder aufgelöst werden sollen. Man könnte daran denken, daß doch Kohlensäure, zwar nicht die der künstlichen Mischung, sondern die vom Schwämmchen ausgeatmete, zur Auflösung beiträgt. Zwar wird ja auch in normalem Wasser solche Kohlensäure als ein Produkt des Schwämmchens an dessen Oberfläche auf-

treten; aber da befinden sich die Bikarbonate im Wasser selbst, und die Nadeln brauchen darum nicht angegriffen zu werden. Es wäre dann die Atmung, bzw. die Kohlensäureproduktion des Schwämmchens als eine Mithilfe beim natürlichen Bildungsprozeß der Nadeln anzusehen, der ja durch besondere Zellen geschieht. Damit würde übereinstimmen, daß auch hier bei der Auflösung, wie schon früher beschrieben (1904), besondere Zellen tätig sind, die als Spiculoklasten bezeichnet werden können (s. u. S. 591) und ferner, daß die Auflösung von Nadeln auch unterbleiben, bzw. ganz unmerklich werden kann, wenn sehr zahlreiche Spicula bereits vorhanden sind, wie beim Erwachsenen, so daß die wenigen, durch den Versuch der Spiculaneubildung angegriffenen Nadeln vor der Masse der übrigen nicht zu sehen sind.

In der Tat war bei Erwachsenen, 1—2 cm hohen Syconen, an denen ich in Triest experimentierte, und die am 1., 2., 3. und 5. Tag der Einwirkung des karbonatfreien Wassers untersucht und konserviert wurden, keine Abschmelzung bei den Nadelmassen zu sehen, so sehr auch der Weichkörper verändert war; ebensowenig bei kleinen Syconen von nur 2—3 mm Höhe, jedoch vollkommener Tuben- und Nadelausbildung, die ich in Neapel zum Vergleich probierte, und auch nicht bei *Ascetta primordialis*, die ein starkes Skelet an Drei- und Einstrahlern aufweist. Dagegen waren bei *Leucosolenia blanca*, die nur Dreistrahler und zwar verhältnismäßig wenige, in der Wandung der Röhre, und überhaupt keine Einstrahler besitzt, bei der also die Quantität des im Körper selbst vorhandenen Karbonats nur gering ist, die Nadeln sehr stark angenagt, schon nach eintägiger Einwirkung des karbonatfreien Wassers.

Die an ganz jung metamorphosierten Stadien beobachtete Abschmelzung ist recht gering im Vergleich zu den früher (1904) mitgeteilten Erscheinungen der Nadelauflösung an Stadien, die bereits einen Hohlraum gebildet hatten. Ob daran die Verschiedenartigkeit der Lösung oder des Alters schuld ist, kann ich wegen Mangels an Kontrollversuchen nicht entscheiden. Jedenfalls vermögen die Zellen des Spongienkörpers, bzw. der Larve, noch ehe ein richtiger Gastralraum mit schlagenden Geißelzellen gebildet ist, Stoffe aus dem Wasser aufzunehmen. Dies zeigt sich schon in der Normalentwicklung dadurch, daß die Nadeln so frühe (manchmal einige schon vor dem Festsetzen) und in solcher Menge sofort nach dem Festsetzen erscheinen, wenn die Gastralzellen noch eine wirre Masse bilden. Es müssen also da schon die Karbonate aus dem

Seewasser aufgenommen werden, und es ist darum sehr fraglich, ob die Aufnahme dieser Stoffe durch die Kragengeißelzellen geschieht. Höchstens müßte man annehmen, daß dies schon während des Larvenlebens durch die Geißelzellen der Amphiblastula geschehen sei, und daß die aufgenommenen Stoffe dann dem übrigen Körper mitgeteilt, worden seien. Dies erscheint aber eine gezwungene Vorstellung.

Jedenfalls sind hier bei der anormalen Aufnahme bzw. Verarbeitung von Stoffen in einem frühen Stadium ohne Gastralraum in erster Linie die Dermalzellen beteiligt, nicht die Gastralzellen. Man sieht die ersteren sich mit Körnern beladen, in gleichem Maße als die Spicula nach und nach verschwinden. Solche an den Nadeln gelegenen Zellen können dann als Spiculoklasten bezeichnet werden; wahrscheinlich sind sie mit den späteren Porenzellen identisch. Auch Minchin hat bei erwachsenen Asconen die Aufnahme von Karbonatpartikeln durch diese Zellen beschrieben (1898). Wenn die Entziehung auf etwas vorgerückteren Stadien einsetzt, erscheinen auch die Gastralzellen an der Aufarbeitung des bereits in den Spicula gewesenen Karbonats beteiligt. Auch sie werden von Granulis angefüllt, die die gleichen Reactionen wie die in den dermalen Spiculoklasten zeigen. Aufsichts- und Schnittpräparate geben hier einigen Aufschluß; doch ist das histologische Bild niemals so tadellos, weil Konservierungs- und Färbungsmethoden angewendet werden müssen, die die Kalkgebilde nicht zerstören und die leicht vergänglichen jungen Nadeln überhaupt nicht angreifen; sonst wären ja Verwechslungen mit den durch das Medium verursachten Abschmelzungserscheinungen unvermeidlich. Die besten Resultate ergibt die Methode von Lendenfelds und Urbans, Konservierung mit absolutem Alkohol und Färbung mit Anilinblau (1905, S. 33). Dabei wird alles Karbonat geschont, und alle Umwandlungsprodukte, Körner usw. werden entsprechend gefärbt. An solchen Präparaten kann man sich von dem Vorhandensein von Nadelresten, die dann in einzelne Partikel zerfallen, und in veränderter Form in die aufnehmenden Zellen übergehen, durch Umwandlungsstufen überzeugen.

Die Histologie des Dermalepithels ist sonst in dem karbonatfreien Medium, wenn die Entziehung nicht zu lange dauert, wenig von der normalen unterschieden. Es tritt zunächst noch keine Lockerung ein, sondern die Dermalzellen bilden in der durch Metschnikoff, Bidder und Minchin bekannt gewordenen Hammerform einen festschließenden Überzug, der die Gastralzellen nicht herausquellen läßt. In diesen ist zunächst noch Vermehrung durch Caryokinese zu

sehen und der Versuch zur Ordnung und zur Bildung eines Hohlraumes; je länger aber die Entziehung dauert, desto unregelmäßiger wird dies. Wie früher beschrieben, kann der bereits gebildete Hohlraum kollabieren, während die Zellen ihre Kragengeißelausbildung wieder aufgeben; wenn nun vor der völligen Ausbildung des Hohlraums und vor der histologischen Differenzierung der Kragenzellen die Wirkung der Karbonatentziehung sich geltend macht, so tritt der indifferente »pupale« Zustand, in dem das Schwämmchen einer scheinbar wirren Masse verschiedener dicht gelagerter Zellen gleicht, um so früher wieder ein. Die Gastralzellen erscheinen, je mehr sie sich mit Körnern füllen, histologisch um so indifferenter, ballen sich zusammen und lassen von einem Hohlraum bald nichts mehr erkennen. Dermalzellen liegen unter ihnen, ebenfalls im Innern, wahrscheinlich die erwähnten Porenzellen. War die Bildung des Hohlraums zu Beginn der Entziehung bereits weiter vorgeschritten, so zeigen sich in seinem Lumen die früher beschriebenen Conglomerate von Zellen und Detritus (1904a, S. 10). Solche treten hier auch auf, noch ehe es zur Bildung eines Osculums gekommen ist; sie sind also nicht von außen herein gekommen; auch kann nicht an eine Verwechslung mit Protozoen (z. B. Infusorien) gedacht werden, die sonst an absterbende Schwämmchen herangehen; vielmehr zeigt es sich deutlich, daß mit zunehmender Degeneration mehr und mehr absterbende Gastralzellen samt ihren Körnern von Porenzellen aufgenommen und so nach außen befördert werden.

Auch die histologischen Veränderungen, die an kleinen und größeren ausgebildeten Syconen, nach Einwirkung von karbonatfreier Mischung eintreten, sind ähnlich. Im Inneren des Tubar-Hohlraums zeigt sich Detritus mit Porenzellen; die Gastralzellen geben ihre histologische Ausprägung auf, ballen sich zusammen. Der Hohlraum wird dadurch mehr und mehr eingeengt und kann schließlich, wie bei kontrahierten Asconen ganz verschwinden. Ähnlich sind auch die Wirkungen, die sich bei Asconen selbst (z. B. *Ascetta primordialis*) nach längerer Karbonatentziehung zeigen: zuerst Ausfüllung des Hohlraumes, dann weitere Zusammenballung der Gastralzellen, so daß es aussieht bei flüchtiger Betrachtung, als sei ein von Larven erfüllter Weichkörper vorhanden. Ähnliche Bilder haben bei Syconen, wie es scheint, MASTERMAN nach Überfütterung (1894), BIDDER (1895) bei längerem nicht zusagendem Aquariumsaufenthalt erhalten. Sie traten noch markanter und mit weiteren Folgeerscheinungen bei völliger Kalk- (auch SO_4Ca-) Entziehung an erwachsenen Syconen ein und sollen im

Anschluß an deren Wirkung auf die jung angesetzten Stadien jetzt noch beschrieben werden.

D. Nachträgliche Entziehung aller Kalksalze.
(Überführung in die nur aus den Na- und Mg-Salzen bestehende Mischung.)

Exemplare, bei denen die Überführung in das völlig Ca-freie Medium sehr bald nach der Metamorphose geschieht, wenn die Nadeln noch einen wirren Besatz bilden, zeigen die Wirkung sehr deutlich schon bei Beobachtung am lebenden Objekt und zwar besonders an den Nadeln. Schon nach wenigen Stunden (vom Vormittag auf den Nachmittag) ist der dichte Nadelpelz am Schwämmchen verschwunden, oder von ihm abgefallen; im Inneren sind noch wenige Nadeln sichtbar. Das Gewebe erscheint kompakt, trüb, eine Zweischichtigkeit ist nicht erkennbar; ein Hohlraum wird nicht mehr ausgebildet. Am andern Tag sind die letzten Nadeln im Schwammkörper verschwunden; die übrig gebliebenen Nadeln liegen davon ganz getrennt, wie wenn sich das Schwämmchen kontrahiert und die Nadeln zurückgelassen hätte; der Weichkörper zeigt Anzeichen des Eingehens; meist wurden darum die Exemplare konserviert, ehe es zu spät war. An Aufsichtspräparaten solcher Stadien zeigt sich das Dermalepithel merklich gelockert; zwischen manchen der hammerförmig kontrahierten Zellen sind deutliche Lücken vorhanden, an denen öfters die innere Masse von Zellen bruchsackartig herausquillt; in andern Fällen treten die Dermalzellen einzeln heraus, bilden weitverzweigte amöboide Netze, wie es auch bei der Normalentwicklung manchmal vorkommt, nur daß hier die Zellen sich noch viel weiter vom Schwammkörper entfernen und schließlich ganz vereinzelt herumliegen. Die innere Masse von Zellen läßt auf diesen früheren Stadien selten eine Spur des Gastralraumes erkennen, ist vielmehr meistens kompakt; Granula sind nicht in den Dermalzellen, sondern in Zellen der inneren Masse zu sehen. Die Zwischensubstanz ist auffallend schwach entwickelt; namentlich im Vergleich zur anormal dicken Lage, die sie bei den im karbonatfreien Medium gezüchteten Larven bildet. Auch in der Normalentwicklung ist auf solch frühen Stadien die Ausbildung der Grundsubstanz sehr gering; wo Nadeln reichlich entwickelt sind, tritt sie naturgemäß zurück und an andern Stellen ist sie oft nur virtuell vorhanden; der Schwammkörper besteht dann fast nur aus zwei Epithellagen. Daher auch in früheren Arbeiten meine »stiefmütter-

liche« Behandlung der Grundsubstanz, die gerade im karbonatfreien Medium sich breit macht.

Alle diese histologischen Veränderungen, die das Ca-freie Wasser bewirkt, zeigen sich noch ausgesprochener bei Einwirkung auf etwas späteren Stadien, wenn ein kleiner Hohlraum gebildet ist, und sich die Nadeln zu ordnen anfangen. Nur gerade an den Nadeln selbst treten die Störungen nicht mehr so hervor; das massenhafte Herausfallen ist nicht mehr zu beobachten; wahrscheinlich deswegen, weil sich auf diesem Stadium die Nadeln von ihren Bildungszellen emanzipiert haben und untereinander ein sich gegenseitig stützendes Gerüst von Stangen bilden, so daß das Auseinanderweichen der Zellen ihren Zusammenhalt nicht mehr stören kann. Eine Auflösung der im Inneren liegenden Nadeln kann deutlich beobachtet werden; an Schnittpräparaten sieht man die Nadeln am einen Ende öfters noch erhalten und dann in Reihen von Körnern übergehen, die der Nadelform entsprechen. Die Gastralzellen ballen sich zusammen und bilden, indem der Hohlraum eingeht, mit Porenzellen und andern Elementen zusammen eine kompakte Masse; die Dermalzellen können ganz in Verlust geraten, und die übrige kompakte Masse bildet dann, ohne mehr einen wirklichen Zusammenhang mit dem Nadelgerüst zu haben, den Rest des Schwämmchens, bevor es eingeht. Inwieweit es noch bei Zusatz von normalem Wasser zu einer Erholung kommen kann, darüber sind meine Versuche noch nicht abgeschlossen.

Die Bilder solcher seitab der Nadeln liegenden Zellstränge stellen eine weitere Stufe der Involutionserscheinungen dar, wie sie schon bei karbonatfreiem Wasser eintreten können. Am ausgesprochensten erscheinen sie bei der Einwirkung auf erwachsene Syconen, wo der Prozeß so weit gehen kann, daß er einer natürlichen Gemmulation ähnelt. Bereits von Bidder ist der Vergleich solcher Degenerationserscheinungen bei *Sycon* im Aquarium mit der Gemmulation der Spongillen gemacht worden; auch Masterman hat (l. c.) beschrieben, wie die Geißelzellen bei Überfütterung amöboid werden, so daß es zu völligem Schwund der Kammern kommen kann, und der Schwamm selbst zu einer amöboiden Masse wird.

Der Prozeß hier in dem kalkfreien Wasser geht wie jeder pathologische Prozeß nicht mit solcher Regelmäßigkeit vor sich, daß man die Degenerationsstadien einfach durch Konservierung in entsprechenden zeitlichen Abständen erhalten kann; vielmehr ist bald das eine, bald das andre Objekt stärker verändert, trotz gleichzeitiger Konservierung. Die Nadeln sind, auch wenn der Weichkörper sehr

schnell degeneriert, und gerade dann am ehesten, in ihrer Gerüstanordnung, wie im einzelnen erhalten. Auch dies spricht wieder dafür, die ev. Abschmelzung als durch den Schwammkörper und nicht durch das Medium bedingt anzusehen. Der Weichkörper zeigt aber bei solch rapider Veränderung nicht die früher erwähnten Involutionserscheinungen an den Zellen, sondern solche, wie sie auch beim natürlichen Faulen eintreten. Die Dermalzellen sind fast verschwunden; das Geißelepithel ist nur noch in dünnen Zellresten in den Tuben enthalten; Concrementballen in deren Hohlraum kommen nicht vor. Die geronnene Intercellularsubstanz bildet Stränge zwischen den Resten des Geißelepithels und den Nadeln.

Umgekehrt können selbst bei längerer (dreitägiger) Einwirkung des kalkfreien Mediums die Veränderungen nur gering sein, so daß man sich fragen würde, ob das Wasser wirklich kalkfrei gewesen ist, wenn man nicht durch wiederholten Wechsel dessen ganz sicher wäre. Man müßte höchstens annehmen, daß durch eine sehr lebhafte Kohlensäureproduktion seitens der Schwämmchen selbst eine Anzahl von bestehenden Nadeln aufgelöst worden wäre, und so das Wasser wieder neuen, wenn auch minimalen Kalkgehalt aufweise; doch zeigen auch diese Exemplare kaum Veränderungen in ihrem Nadelbestand. Wohl sind gerade bei dem in der Wand liegenden (nicht bei den herausragenden) Nadeln Abschmelzungs- und Auflösungserscheinungen zu sehen, aber diese sind verschwindend gegenüber der Masse der erhaltenen Nadeln. Doch zeigt eine charakteristische Einzelheit sehr deutlich, daß man nicht normal wachsende Schwämmchen vor sich hat. Sonst sind an der Umschlagstelle des Dermalepithels am Oscularrand (dem sog. »oscular rim« MINCHINS) stets in Bildung begriffene Nadeln, junge Dreistrahler zu sehen. Hier fehlen diese, aber man sieht die bewußten, von MINCHIN zuerst beschriebenen Kleeblatt- und Sextett-Figuren[1]) der Bildungszellen, nur eben ohne Ausscheidung

[1]) Daß zu diesen Dreistrahlern in späteren Stadien ihrer Bildung mehrere Zellen gehören, habe ich bereits in früheren Arbeiten über *Sycon* erwähnt (1898, 1900) und auch die Anordnung dieser Bildungszellen in »charakteristischen Gruppen« in meinen experimentellen Arbeiten (z. B. 1904, S. 14) hervorgehoben. WOODLAND, der wegen einiger abweichender Befunde in der Nadelentwicklung, die von ihm bei ausgebildeten Syconen andrer Species studiert worden ist, gegen mich polemisiert, scheint diese letzteren Arbeiten gar nicht zu kennen; denn sie werden, trotzdem sie Theoretisches und Tatsächliches zur Nadelbildung enthalten, in seinen ausführlichen »considerations« über Kalkabsonderung überhaupt nicht erwähnt. Das kann übrigens nicht wundernehmen, da er auch andre und wichtigere deutsche Arbeiten über gleiche und ähnliche Fragen, z. B. die

von Karbonat. Auch kann man bei genauerem Verfolgen der Schnittserien in einzelnen Tuben und auch im Hauptgastralraum Detritusballen mit Zellresten (s. o. S. 594) sehen, sowie an manchen Stellen der Tuben geballte Gastralzellen. Auch das Dermalepithel ist verändert und gelockert.

Ganz anders und dem Gemmulationsprozeß ähnlich wird das Bild bei langsamer, aber lange fortschreitender Umänderung des salzigen Mediums. Der Weichkörper ist dann vom Skelet ganz getrennt, bzw. zurückgezogen und in einzelne kompakte, verzweigte Stränge zerfallen, die vom Skelet ganz unabhängig verlaufen. Die Nadeln selbst sind intakt, dagegen ist ihre Anordnung in den Tuben und im Gastralraum nicht mehr regelmäßig. Die Zellstränge selbst sind durchaus keine tote oder absterbende Masse, sondern zeigen im Leben lebhafte amöboide Erscheinungen und auch am konservierten Material die Anzeichen lebhafter Lebenstätigkeit. Sie sind wohl als weitere Rückbildung des kompakten »*Ascon*-Stadiums« zu deuten, bei dem Gastral-, Poren- und X-, d. h. Amöboidzellen eine zusammenhängende Masse bilden. Der Zusammenhang ist hier ein tatsächlicher, indem sich die einzelnen Zellen nicht nur berühren, sondern miteinander in Verbindung treten können, so daß eine Art Syncytium hergestellt wird. Auch geben manche der kleineren Zellen ihre Individualität noch weiter auf, indem sie von den großen porenzellenähnlichen Elementen aufgenommen werden. Hier findet also wirklich ein Freßprozeß statt, wie ihn DELAGE für die normale Metamorphose

---

von BÜTSCHLI, BIEDERMANN, F. E. SCHULZE, ignoriert und da er meine Arbeit offenbar nur aus dem »Zoological Record« kennt. Den Ton seiner Polemik zu beurteilen überlasse ich den Fachgenossen. Sachlich möchte ich nur bemerken, daß ich mich heute ebensowenig wie früher bei jungen Syconen von der Entwicklung der Dreistrahler aus drei getrennten Stücken überzeugen konnte. Die von WOODLAND angewandte Behandlung mit Osmiumsäure und Pikrokarmin ist für die Nadeln junger Syconen jedenfalls nicht geeignet, da sie die Bildungsstadien der Nadeln zerstört und mindestens stark angreift. Ich möchte, wenn ich an einem solchen Präparat den Dreistrahler aus drei Stücken bestehen sehe, daraus noch keinen Schluß auf seine Genese machen. Wie die allererste Entstehung des Concrements zu den Zellen oder der Zelle erfolgt, wird bei der Kleinheit und Vergänglichkeit der Gebilde stets eine sehr schwierige Frage bleiben. Vielleicht werden hier die zu erwartenden eingehenden Studien HAMMERS Aufklärung bringen. Daß die großen Einstrahler bei den von mir studierten Arten mehrere Bildungszellen aufweisen, muß ich ebenfalls aufrecht erhalten, auch wenn analoge Nadeln laut WOODLAND bei andern Syconen nur zwei Bildungszellen haben, ebenso daß die kleinen Einstrahler nur eine Bildungszelle besitzen.

annahm, aber unter pathologischen Umständen. Daß aber solche gefressenen Gastralzellen wieder ausgestoßen und funktionsfähig würden, scheint auch hier gänzlich ausgeschlossen; denn sie werden von den größeren Zellen wirklich resorbiert und ihr Zellleib zerstört, wenn auch der Kern mitunter etwas länger erhalten bleibt und färbbar ist. Ein solcher Freßprozeß an sich ist aber nichts Merkwürdiges, denn er findet auch (und unter ähnlichen Erscheinungen der Tinktionsmöglichkeit) bei der Eibildung statt, nur daß es Zellen gleicher Kategorie dort sind, deren eine die andre aufnimmt.

Die Stränge schnüren sich weiter ein und die einzelnen Teile trennen sich ab, so daß dadurch ovale und runde Körper entstehen und die Ähnlichkeit mit Gemmulis um so größer wird. Auch diese kleinen Körperchen sind nicht abgestorbene Massen, sondern zeigen noch mannigfache Bewegungen der Zellen. Ob die Analogie mit Gemmulis so weit geht, daß sie auch wieder ein kleines funktionierendes Schwämmchen herstellen, Geißelzellen und Nadeln wieder neu bilden können, darüber habe ich noch keine genügenden Untersuchungen angestellt. Aber einiges was ich bei nochmaliger nachträglicher Überführung dieser »Gemmulae« in normales Seewasser beobachten konnte, scheint mir diese Möglichkeit zu bejahen. Man wird dabei an die von R. Hertwig, von E. Schultz (1906) (an *Hydra*) und besonders von Driesch (1905) bei Ascidien beschriebenen Involutionserscheinungen erinnert, die durch Einwirkung anormaler Einflüsse und Medien hervorgerufen wurden. Die Erscheinungen können auch hier zum Teil morphologisch als ein Zurückgehen auf einen jüngeren Zustand aufgefaßt werden. Auch hier versuchen ferner die Objekte nach Driesch, »allegorisch gesprochen«, schwierigen »Lebensumständen, zunächst Zurückgezogenheit und Inaktivität entgegenzusetzen, dann aber nach gewisser Zeit den Kampf mit ihnen in verringertem Maßstabe wieder aufzunehmen«.

Jedenfalls darf die Einwirkung des abnormen Mediums hier nicht zu lange dauern, wenn noch Erholung möglich sein soll oder es müßte zu einer Art schützender Hülle um die abgetrennten Zellmassen kommen. Davon habe ich aber bis jetzt nichts gesehen. Die Untersuchung soll bei Gelegenheit noch weiter geführt werden und dabei dann auch auf andre meiner Beobachtungen über »pathologische Anatomie der Spongien« eingegangen werden, die diesmal mit Absicht von mir nicht berührt worden sind.

Literaturverzeichnis.

1872. Haeckel, E., Die Kalkschwämme. Monographie. 3 Bde.

1874. Metschnikoff, E., Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIV.

1875. Schulze, F. E., Über den Bau und die Entwicklung von Sycandra raphanus. Ibid. Bd. XXV.

1878. —— Die Metamorphose von Sycandra raphanus. Ibid. Bd. XXXI.

1885. Sollas, W. J., On the Physical Characters of Calcareous and Siliceous Sponge-Spicules. Sc. Proc. Roy. Dublin Soc. N. S. Vol. IV.

1887. Ebner, V. von, Über den feineren Bau der Skeletteile der Kalkschwämme. Sitzungsber. Kais. Akad. Wissensch. Wien. I. Abt. Bd. XCV.

1887. Schulze, F. E., Report on the Hexactinellida. »Challenger Reports.« Zoology. Vol. XXI.

1891. Lendenfeld, R. von, Die Spongien der Adria. I. Die Kalkschwämme. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIII.

1893. Dendy, A., Studies on the Comparative Anatomy of Sponges. V. Observations on the Structure and Classification of the Calcarea Heterocoela. Quart. Journ. Micr. Science. N. S. Vol. 35.

1894. Maas, O., Die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Cornacuspongien. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. usw. Bd. 7.

1894. Masterman, A. T., On the Nutritive and Excretory Processes in Porifera. Ann. Mag. Nat. Hist. 6. ser. Vol. XIII.

1895. Bidder, G. P., The collar cells of Heterocoela. Quart. Journ. Micr. Science. Vol. 38.

1896. Minchin, E. A., Note on the Larva and the Postlarval Development of Leucosolenia variabilis. Proc. Roy. Soc. London. Vol. 60.

1897. —— The Position of Sponges in the Animal Kingdom. Science Progress. N. S. Vol. I.

1897. Herbst, C., Über die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe, ihre Rolle und ihre Vertretbarkeit. I. Die zur Entwicklung notwendigen anorganischen Stoffe. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. V.

1898. Bidder, G. P., The Skeleton and Classification of Calcareous Sponges. Proc. Roy. Soc. Vol. LXIV.

1898a. Maas, O., Die Entwicklung der Spongien. Eine Zusammenstellung der Tatsachen und Folgerungen. Zoolog. Centralbl. V.

1898b. —— Die Ausbildung des Kanalsystems und Kalkskeletts bei jungen Syconen. Verh. Deutsch. Zool. Ges. VIII. Jahrg.

1898. Minchin, E. A., Materials for a Monograph of the Ascons. I. On the Origin and Growth of .... Spicules. Quart. Journ. Micr. Science. N. S. Vol. XL.

1898. Delage, Y., Les larves des Spongiaires et l'homologation des feuillets. C. R. Ac. Sc. Paris. Vol. 136.

1899. Evans, R., The Structure and Metamorphosis of the Larya of Spongilla lacustris. Quart. Journ. Micr. Science. N. S. Vol. 42.

1900a. Maas, O., Die Weiterentwicklung der Syconen nach der Metamorphose. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVII.

1900 b. MAAS, O., Über die sog. Biokristalle und die Skeletbildungen niederer Tiere. Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München.

1900. MINCHIN, E. A., The Porifera. Part II of »A Treatise on Zoology«. London.

1901. BÜTSCHLI, O., Einige Beobachtungen über Kiesel- und Kalknadeln von Spongien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIX.

1902. BIEDERMANN, W., Über die Bedeutung von Kristallisationsprozessen bei der Bildung der Skelete wirbelloser Tiere, namentlich der Molluskenschale. Zeitschr. allg. Phys. Bd. I.

1904. HERBST, C., Über die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe..... III. Die Rolle der notwendigen anorganischen Stoffe. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVII.

1904 a. MAAS, O., Über die Wirkung der Kalkentziehung auf die Entwicklung der Kalkschwämme. Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München.

1904 b. —— Über den Aufbau des Kalkskelets der Spongien in normalem und in CO_3Ca freiem Seewasser. Verh. Deutsch. Zool. Ges. XIV. Jahrg.

1905. WOODLAND, W., Studies in Spicule Formation. Part I. Quart. Journ. Micr. Science. N. S. Vol. 49.

1905. DRIESCH, H., Skizzen zur Restitutionslehre. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XX.

1905. URBAN, F., Kalifornische Kalkschwämme. Arch. f. Naturg. 72. Jahrg.

1906. HAMMER, E., Zur Kenntnis des feineren Baues und der Entwicklung der Calcispongien. Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin.

1906. —— Über Sycandra raphanus H. Verh. Deutsch. Zool. Ges. XVI. Jahrg.

1906. HERTWIG, R., Über Knospung und Geschlechtsentwicklung von Hydra fusca. Biol. Centralbl. Bd. XXVI.

1906. SCHULTZ, E., Über Reductionen. II. Über Hungererscheinungen bei Hydra fusca. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXI.

Literatur.

BELL, E. T., Experimental Studies on the Development of the Eye and the Nasal Cavities in Frog Embryos. Anat. Anz. 1906. Nr. 7.

BENDER, O., Zur Kenntnis der Hypermelie beim Frosch. In BRAUS' Exper. Beitr. z. Morphologie. I. S. 121—138. Nachtrag dazu, daselbst S. 221—222.

BENEDICT, MOR., Ist die Blastemlehre ROKITANSKYS berechtigt oder nicht? Wien. klin. Wochenschr. 1906. Nr. 8.

—— Les origines des formes et de la vie. Revue scientif. (Revue Rose). 30. Sept. 1905.

BIZZOZERO, E., Osservazioni sulle forme mieliniche postmortali. Arch. scienze mediche. Vol. XXX. Fasc. 3. 1906.

BRAUS, H., Vordere Extremität und Operculum bei Bombinator-Larven. Ein Beitrag zur Kenntnis morphogener Correlation und Regulation. Exper. Beitr. z. Morph. I. S. 139—220.

BRESSLAU, Über die Parthenogenese der Bienen. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1906.

BÜTSCHLI, O., KANTS Lehre von der Causalität. Annal. d. Naturphil. Bd. IV.

CEREFONTAINE, PAUL, Recherches sur le développement de l'Amphioxus. Arch. de Biol. T. XXII. 1905.

DAVENPORT, C. B., The origin of black sheep in the flock. Science. N. S. Vol. XXII. No. 569. Nov. 1905.

—— Inheritance in Poultry. Carnegie Instit. of Washington. 1906.

v. EBNER, VICTOR, Über die Entwicklung der leimgebenden Fibrillen, insbesondere im Zahnbein. Sitzungsber. d. Ak. Wien. III. Abt. Mai 1906.

FISCHEL, ALFRED, Untersuchungen über die Wirbelsäule und den Brustkorb des Menschen. Anat. Hefte. Bd. 31. 1906.

FÜRST, CARL, Zur Frage der Wechselbeziehung zwischen Gesichts- und Augenhöhlenform. Zeitschr. f. Augenheilkde. Bd. 16.

GOITEIN, S., Über den Einfluß verschiedener Ca- und Mg-Zufuhr auf den Umsatz und die Menge dieser Stoffe im tierischen Organismus. Arbeiten auf dem Gebiete der chem. Physiologie, herausg. von Prof. FR. TANGL, Budapest. Drittes Heft. 1906.

HÄCKER, V., Über die Mittel der Formbildung im Radiolarienkörper. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1906.

HERTWIG, RICH., Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1905.

—— Über die Methode zoologischer Forschung. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1906. S. 9—18.

—— Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. Eod. loco. S. 90—112.

HESS, WALTER, Zum Thema: Viscosität des Blutes und Herzarbeit. Vierteljahrsschr. d. naturforsch. Gesellsch. in Zürich, herausg. von Prof. RUDIO. 1906. 14 S.

HILTY, OTTO, Geschichte und Gehirn der 49jährigen Mikrokephalin Cäcilia Gravelli. Beitrag zur Kenntnis der Mikrokephalia vera. Arbeiten aus dem hirnanatom. Institut Prof. MONAKOWS in Zürich. II. 1906.

v. JANICKI, C., Über Ursprung und Bedeutung der Amphimixis. Ein Beitrag zur Lehre von der geschlechtlichen Zeugung. Biol. Centralbl. Okt. 1906.

KIRCHNER, A., Wie wird beim Gehen die Fußsohle aufgesetzt. Arch. f. Anatom. u. Phys., physiol. Abt. 1906. (Behandelt auch die funktionelle Struktur des Metatarsus V.)

LEVI, GIUS., Studi sulla grandezza delle cellule. I. Ricerche comparative sulla grandezza delle cellule dei Mammiferi. Arch. di Anat. e Embriol. V. 2. 1906. Firenze.

LOEB, JACQUES, Untersuchungen über künstliche Parthenogenesis. Deutsch von Prof. ERNST SCHWALBE. 532 S.

Es ist sehr erfreulich, daß wir dieses bedeutende Werk nun auch in deutscher, sehr klarer Darstellung besitzen.

LUBARSCH, O., Pathologie der Geschwulstlehre. Ergebn. d. allgem. Pathol. X. Jahrg. 1904 u. 1905. Wiesbaden.

MAGNUS, WERNER, Regenerationserscheinungen bei Pflanzen. Naturwissensch. Wochenschr. 1906. Nr. 40.

—— Über die Formbildung der Hutpilze. Berlin, Friedländer & Sohn, 1906. Arch. f. Biontologie. Bd. I.

MONTGOMERY, THOS. H., The Analysis of racial Descent in Animals. New York 1906. 304 p.

MORRIS, ROBERT, A case of heteroplastic ovarian grafting, followed by pregnancy, and the delivery of a living child. Medic. Record. May 1906.

OSTWALD, WOLFG., Studies on the Toxicity of Seawater for fresh-water animals (Gammarus Pulex). Univers. of Calif. Public., Physiology. Nov. 1905.

PAULY, AUG., Bemerkungen zu dem Gegensatz zwischen DARWINS und LAMARCKS Lehren vom organischen Zweckmäßigen. Politisch-anthropolog. Revue. V. Heft 7.

—— Das verteilende Prinzip und die mechanische Causalität bei KANT und im Lamarckismus. Kosmos, Handweiser für Naturfreunde. Bd. III. 1906.

PETER, KARL, Ein Beitrag zur Vererbungslehre. Über rein mütterliche Eigenschaften an Larven von Echinus. Deutsche Med. Wochenschr. 1906. Nr. 31.

RADL, EM., Einige Bemerkungen und Beobachtungen über den Phototropismus der Tiere. Biol. Centralbl. Bd. 24. 1906.

RANSON, WALTER, Retrograde Degeneration in the spinale Nerves. The Univ. of Chicago, Dec. 1905.

RAY LANKESTER, EDW., Natur und Mensch. Mit einer Vorrede von Dr. K. GUENTHER. Leipzig. 67 S.

RIBBERT, H., Beiträge zur Entstehung der Geschwülste. Ergänzung zu des Verfassers: »Geschwulstlehre für Ärzte und Studierende«. 1906. 114 S. Bonn.

SCHIEFFERDECKER, Über die »minimalen Räume« im Körper. Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Nat. u. Heilk. zu Bonn. 1906. 5 S.

SCHWALBE, ERNST, Die Morphologie der Mißbildungen des Menschen und der Tiere. Ein Lehrbuch für Morphologen, Physiologen, praktische Ärzte und Studierende. II. Teil: Die Doppelbildungen. Mit 2 Taf. u. 394 Textfig. 410 S. Jena 1907.

SCHWALBE, G., Über das Gehirn-Relief der Schläfengegend des menschlichen Schädels. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropologie. Bd. X. 1906. 93 S.

Spemann, H., Über Linsenbildung nach experimenteller Entfernung der primären Linsenbildungszellen. Compt. rend. du 6me Congr. internat. de Zoologie. 1904. Bern. Ausführlich: Zool. Anz. Bd. 28. Nr. 11. Jan. 1905.

—— Über eine neue Methode der embryonalen Transplantation. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. 1906.

—— Über embryonale Transplantation. Vortrag. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte 1906 zu Stuttgart. Naturwiss. Rundschau. 1906. Nr. 41 u. 42.

Starzewski, J., Die Schwangerschaft — eine Infektion. Wiener Mediz. Presse. 1906. Nr. 35—37.

Tandler, Jul., Zur Entwicklungsgeschichte der arteriellen Wundernetze. Verh. d. Anat. Ges. in Genf. 1905. Anat. Anz. Ausführl.: Anat. Hefte. Nr. 94.

Tur, Jan, Sur le développement anormal du parablaste dans les embryons de poule (parablaste sous-germinal). Bull. Soc. Philomath. de Paris. 1906. 16 p.

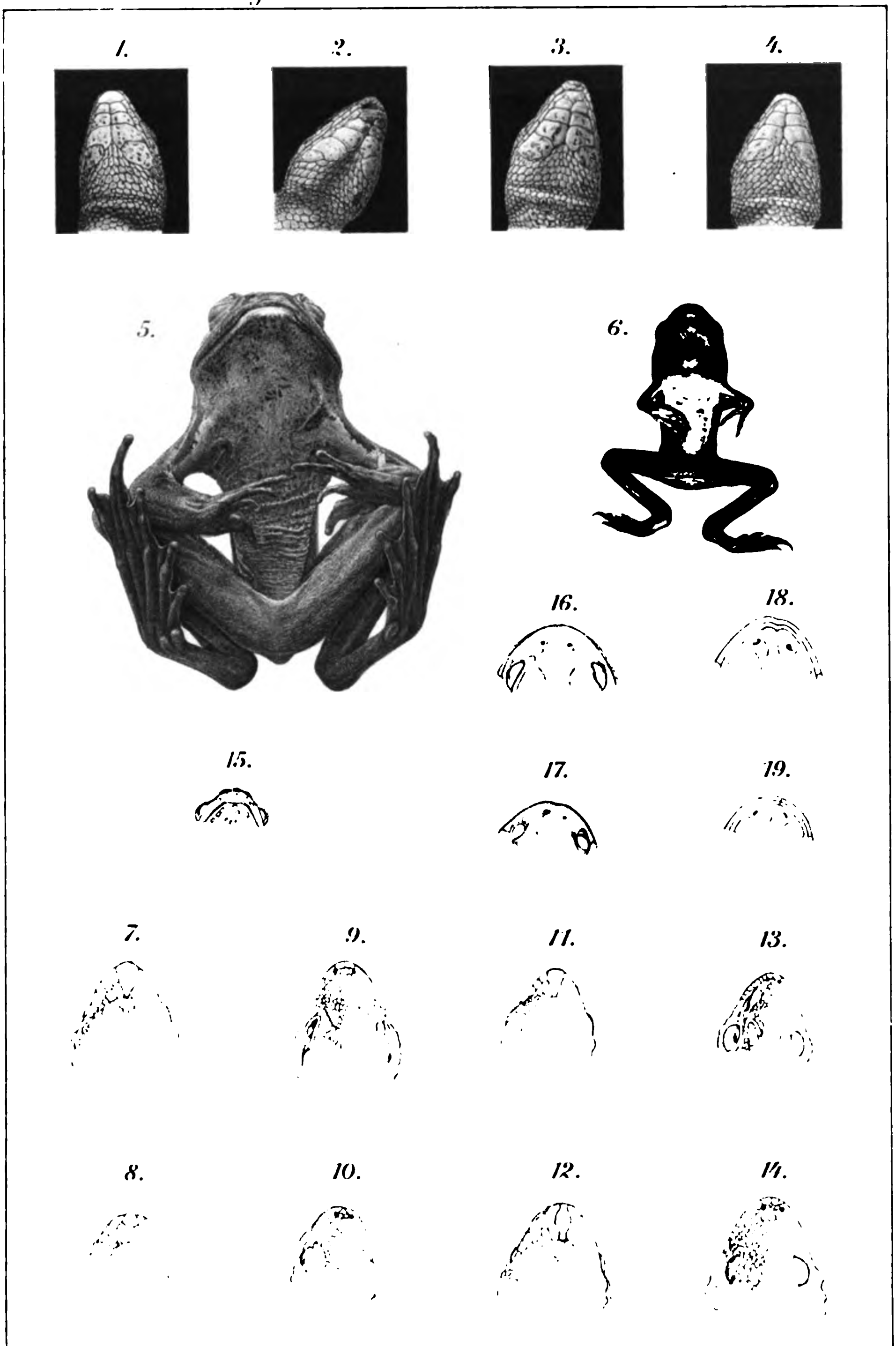
Voechting, Über die Regeneration und Polarität bei höheren Pflanzen. Bot. Zeitg. 1906. Heft 6—8.

—— Über die Regeneration der Araucaria excelsa. Jahrb. f. wiss. Bot. XL. Heft 1.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

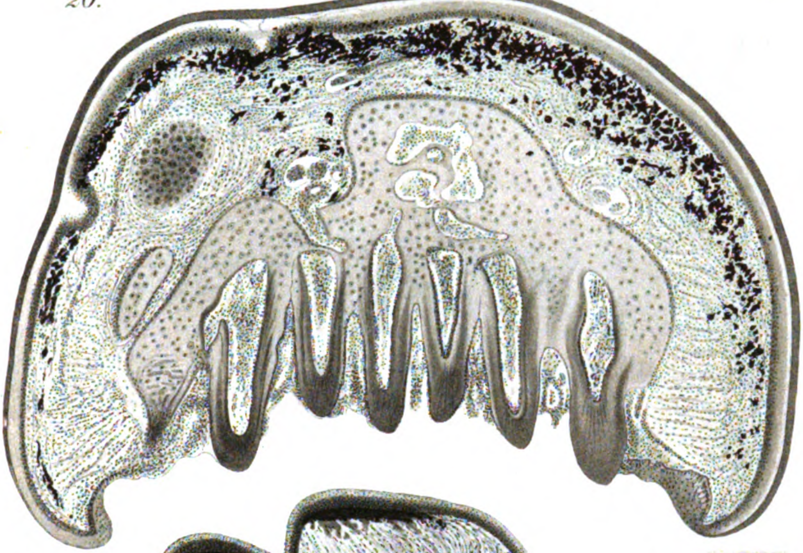
Inhalt des vierten Heftes.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.
Lith.Anst.v.E.A.Funke,Leipzig

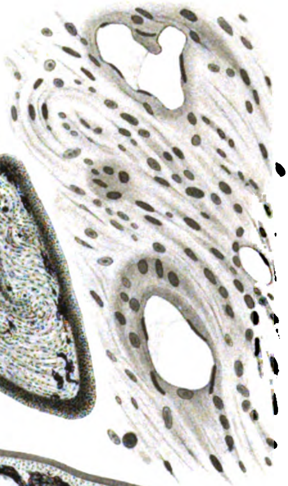
20.

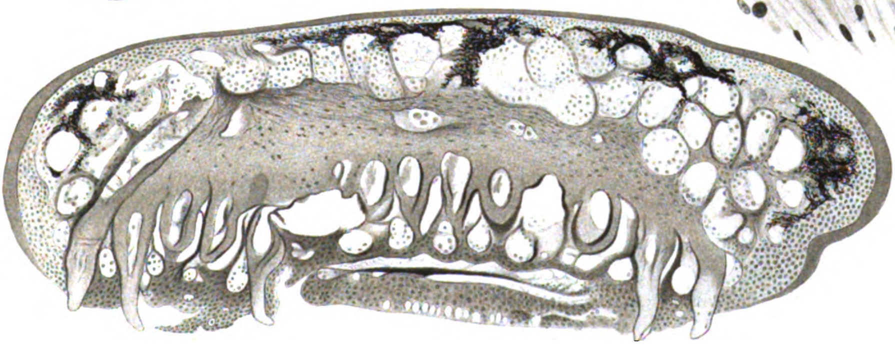


21.



22.

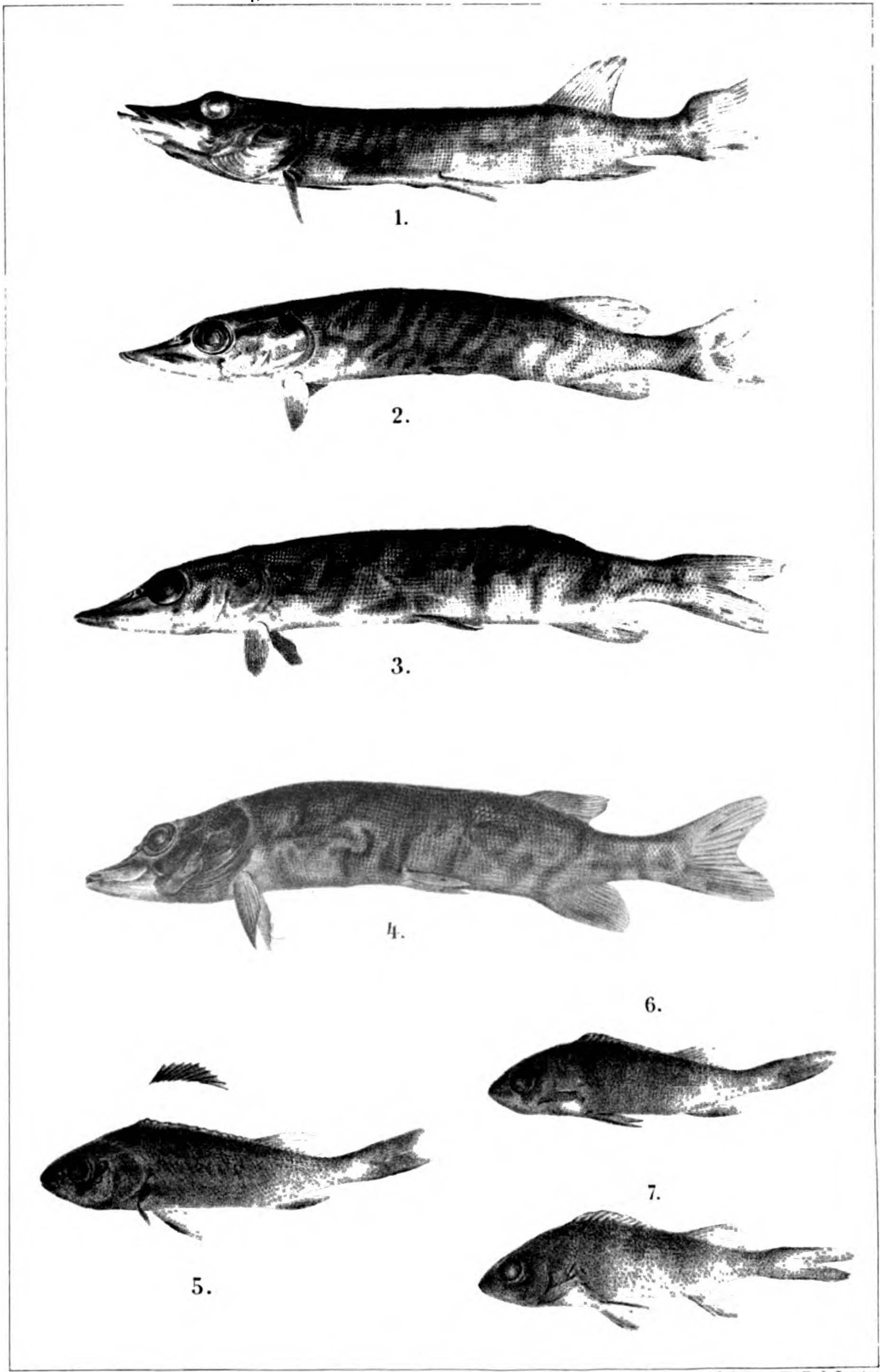




23.

Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v E. A. Funke, Leipzig



Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v E. A. Funke, Leipzig

Fig. 2

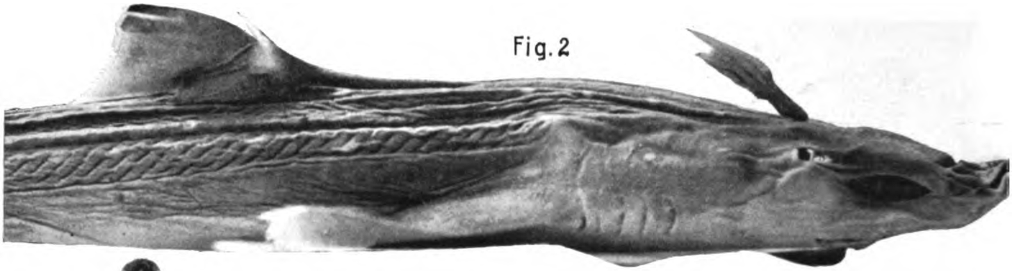


Fig. 1



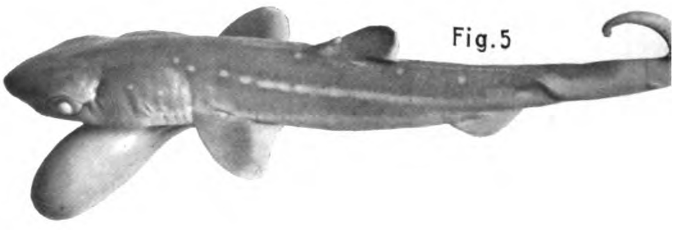
Fig. 3



Fig. 4



Fig. 5



Verlag von Wilhelm



Fig. 9

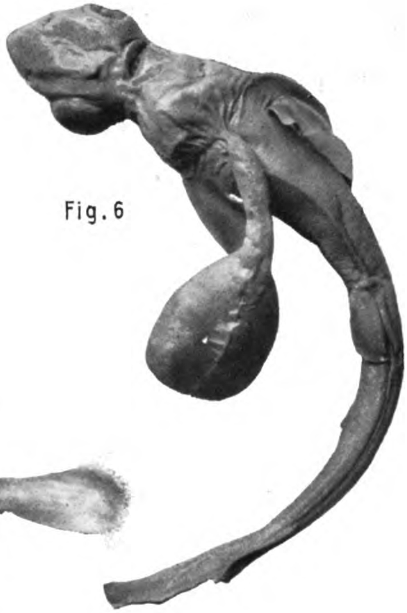


Fig. 6

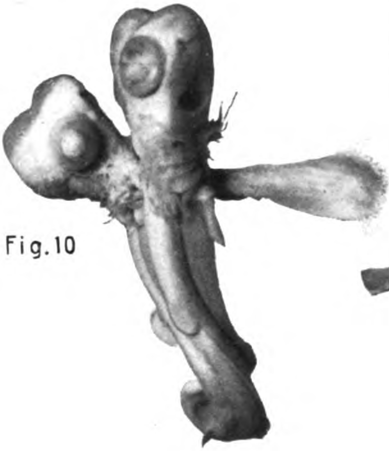


Fig. 10

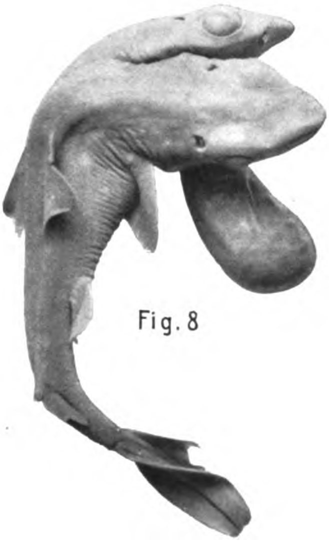


Fig. 8

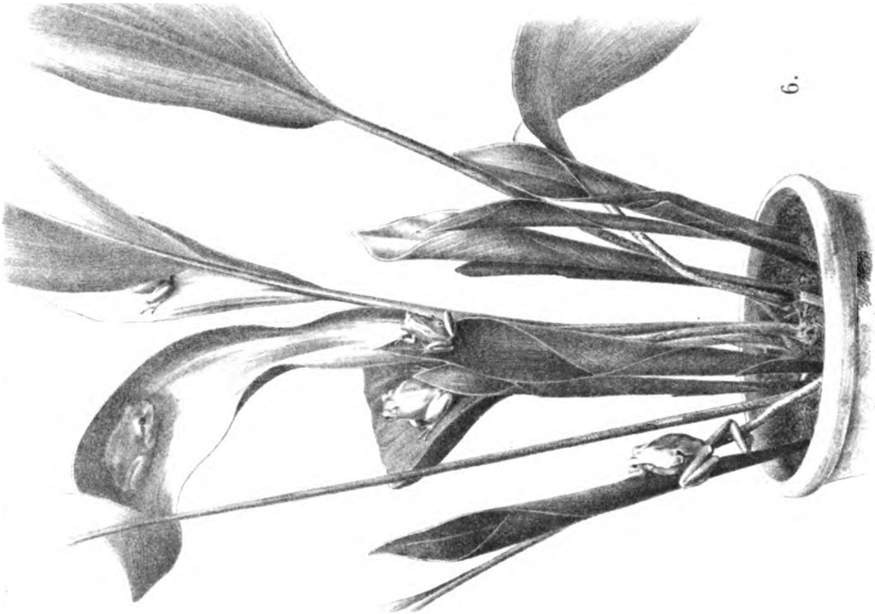
Fig. 11



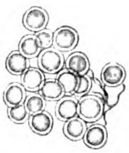


Fig. 7

:ngelmann in Leipzig.



6.

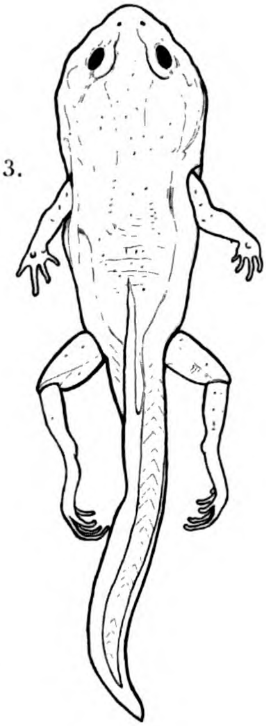


1.



2.

3.



4.

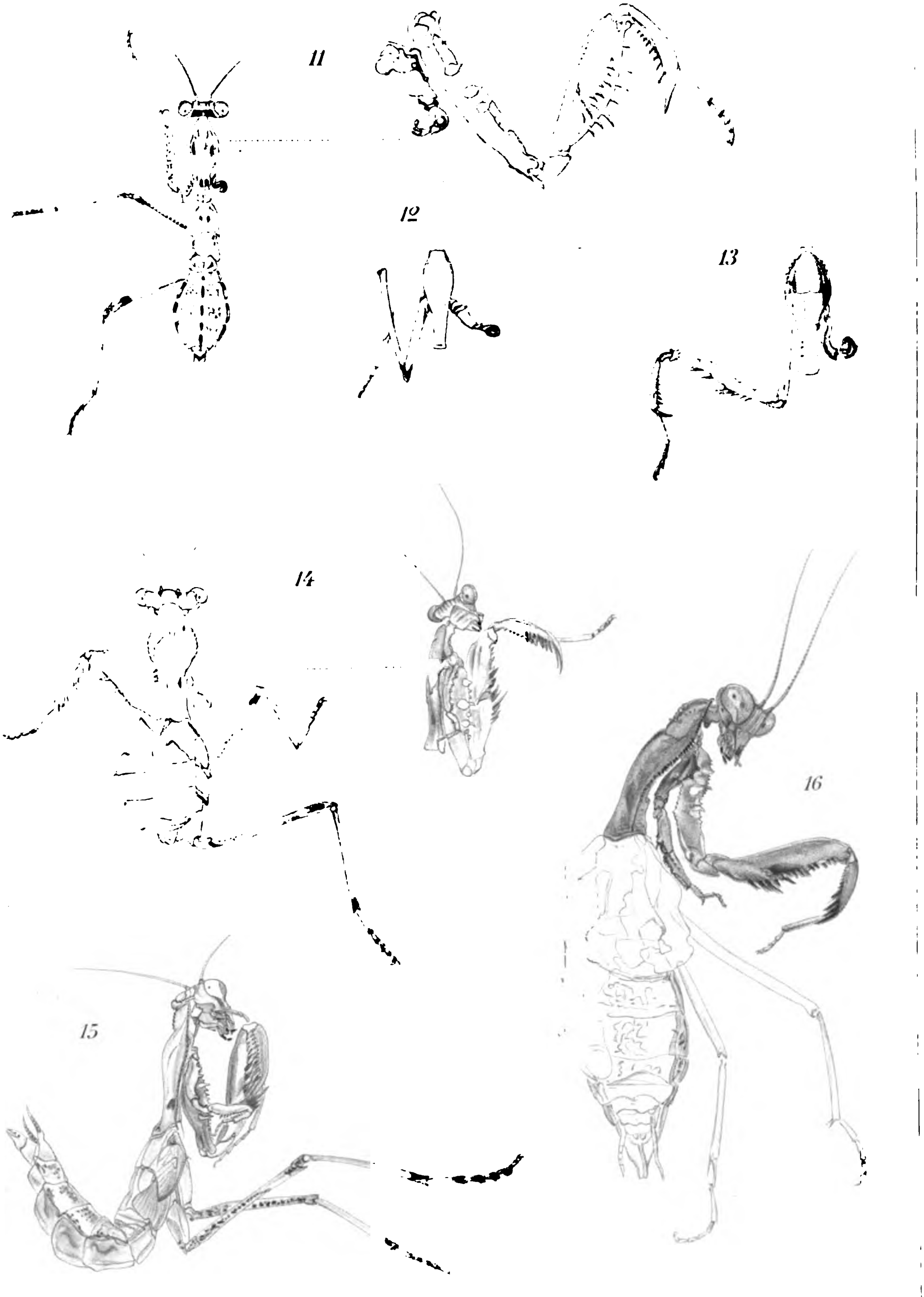


5.



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig


1
2
3
4
5
6
7
8
7a
7b
9
10


11
12
13
14
15
16


17
18
19
20
Coxa
Fem.
Tarsus
Tib
21
22
23
24
25
26

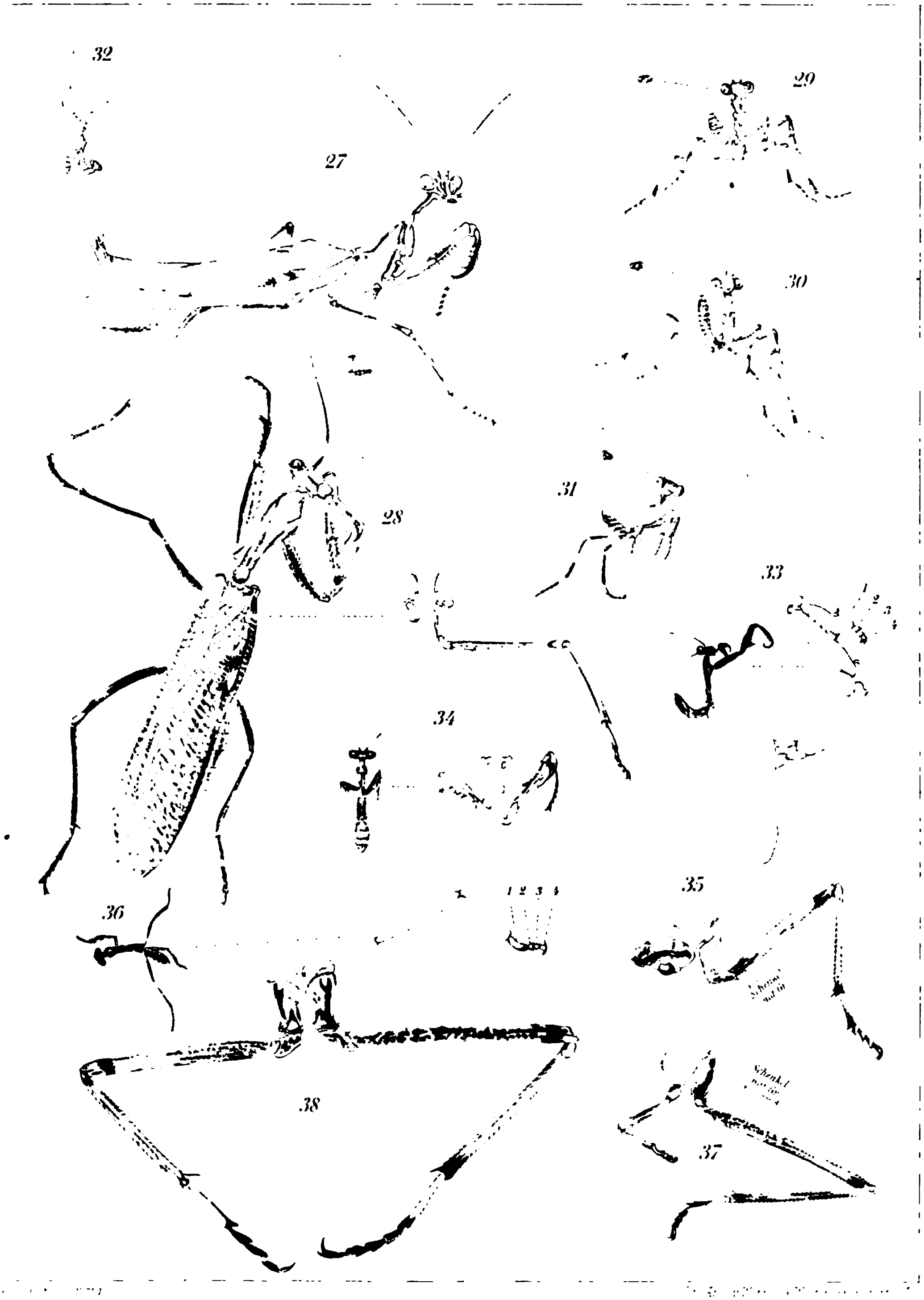

32
27
29
30
28
31
33
34
35
36
38
37

Fig. 39.



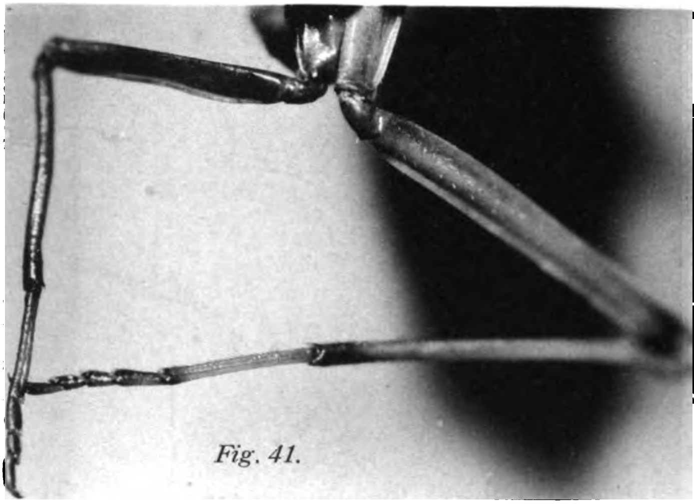


Fig. 41.



Fig. 42.



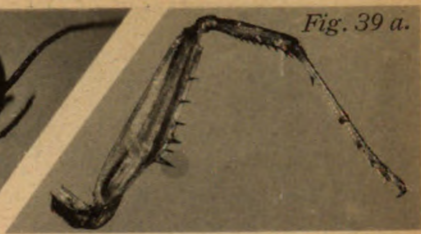


Fig. 39 a.

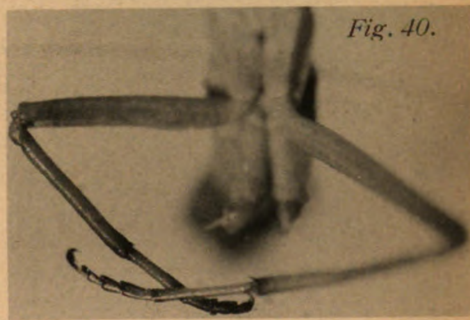


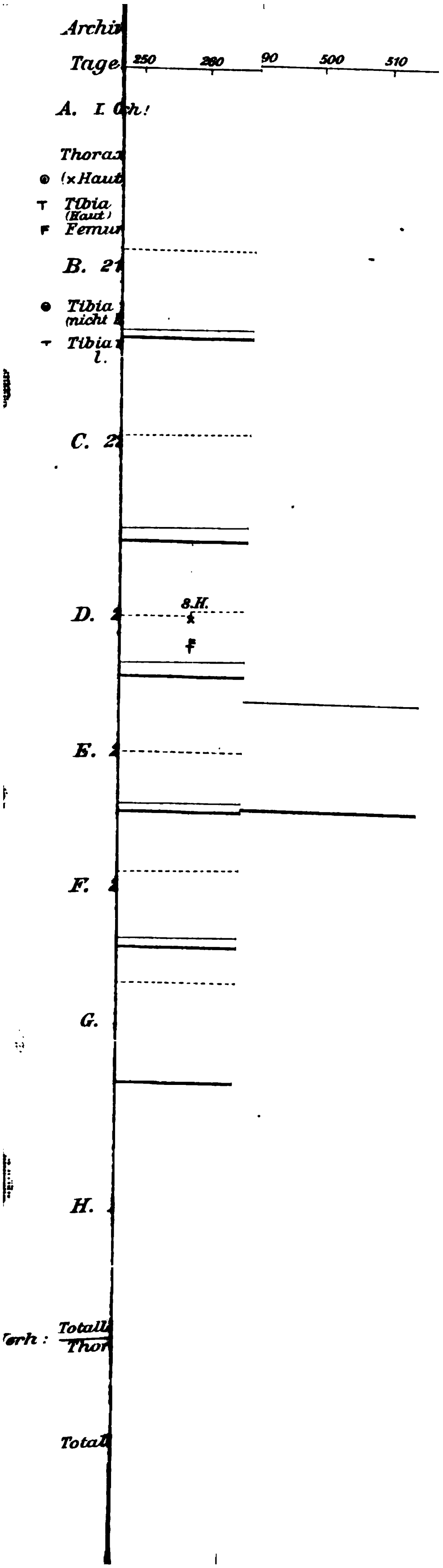
Fig. 40.

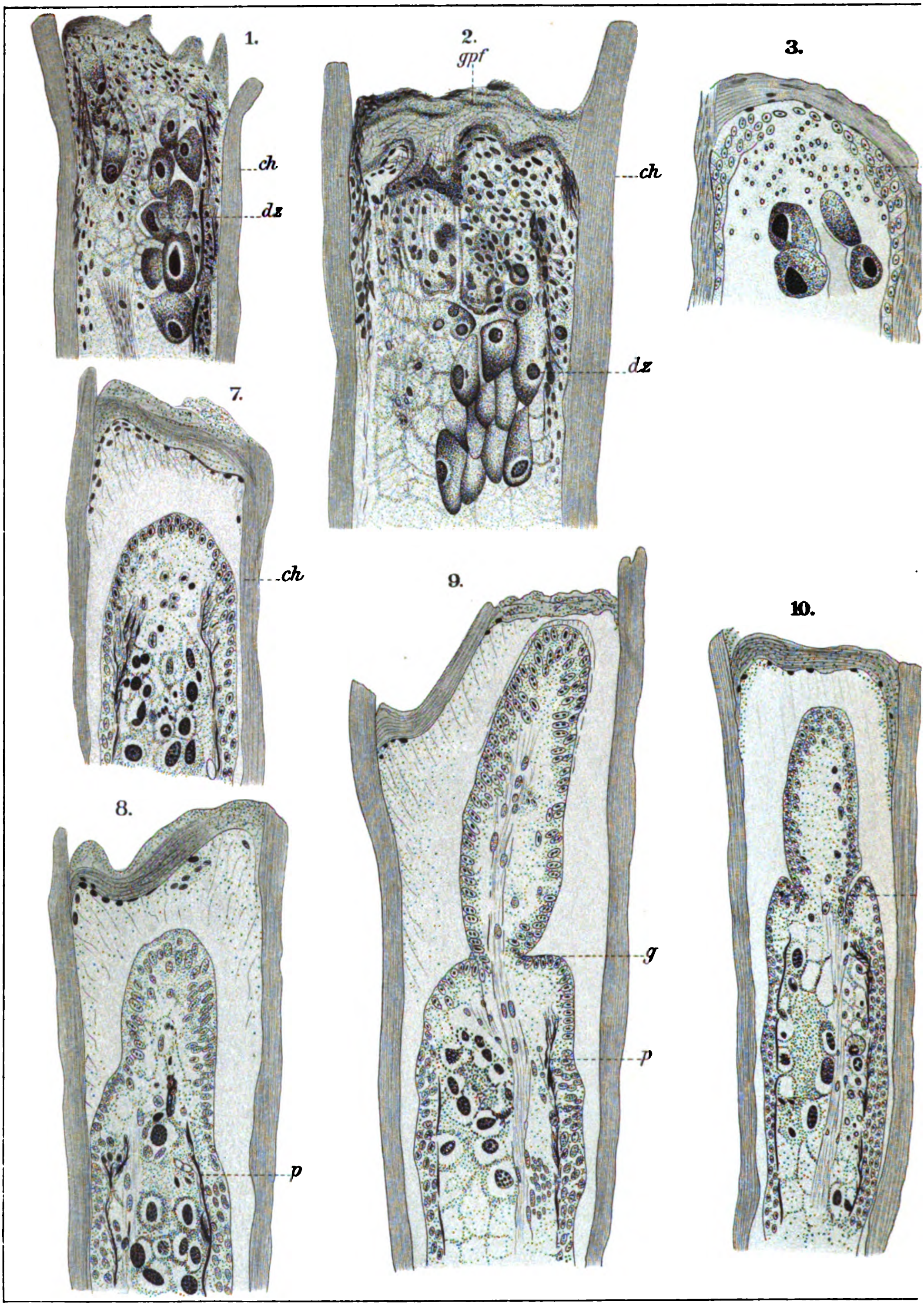


Fig. 42 a.

lmann in Leipzig.

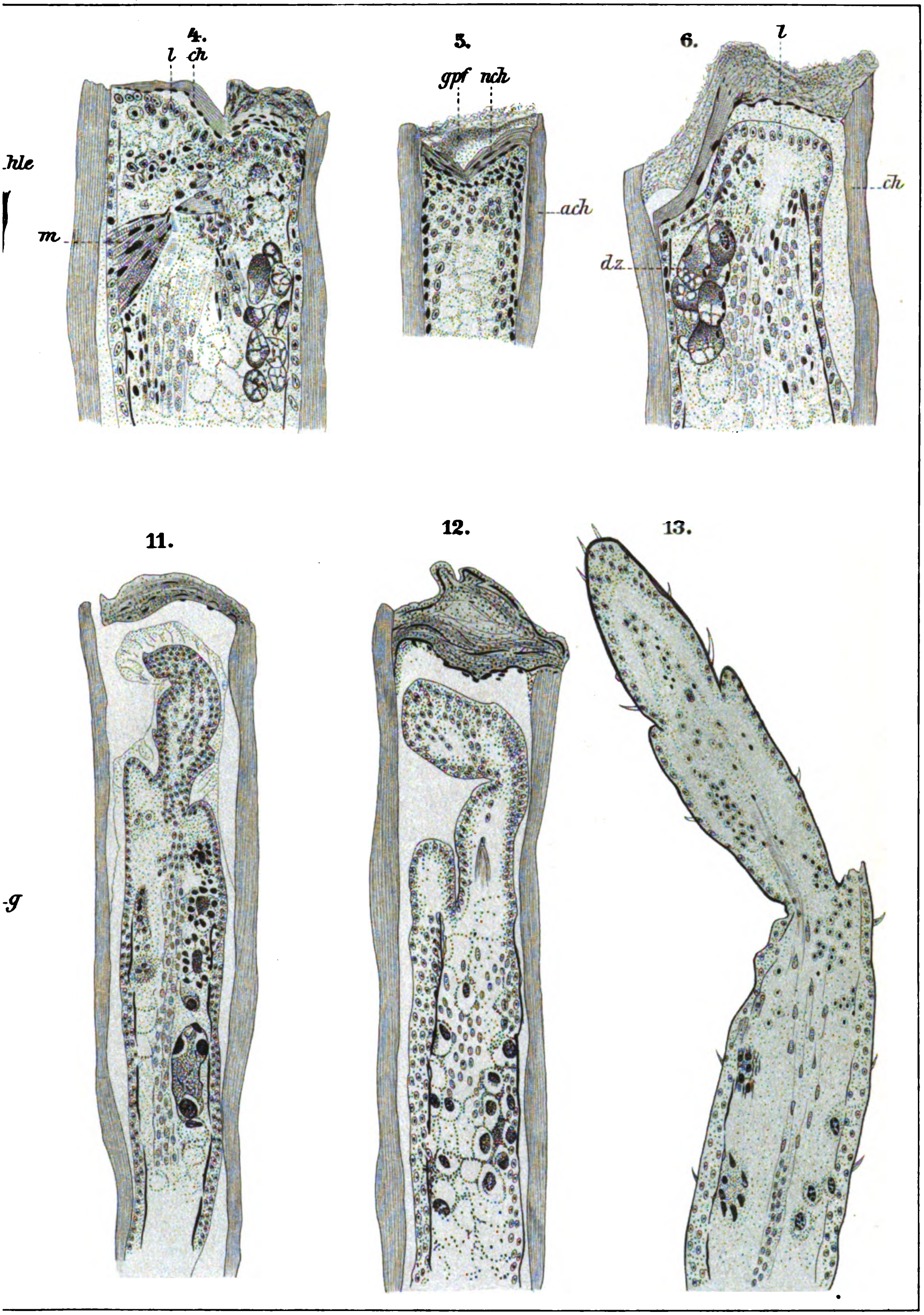
Lichtdruck von C. G. Röder G. m. b. H., Leipzig.


Tage
250
280
90
500
510
A.
Thorax
Tibia
(Haut)
B.
Tibia
C.
D.
8.H.
E.
F.
G.
H.



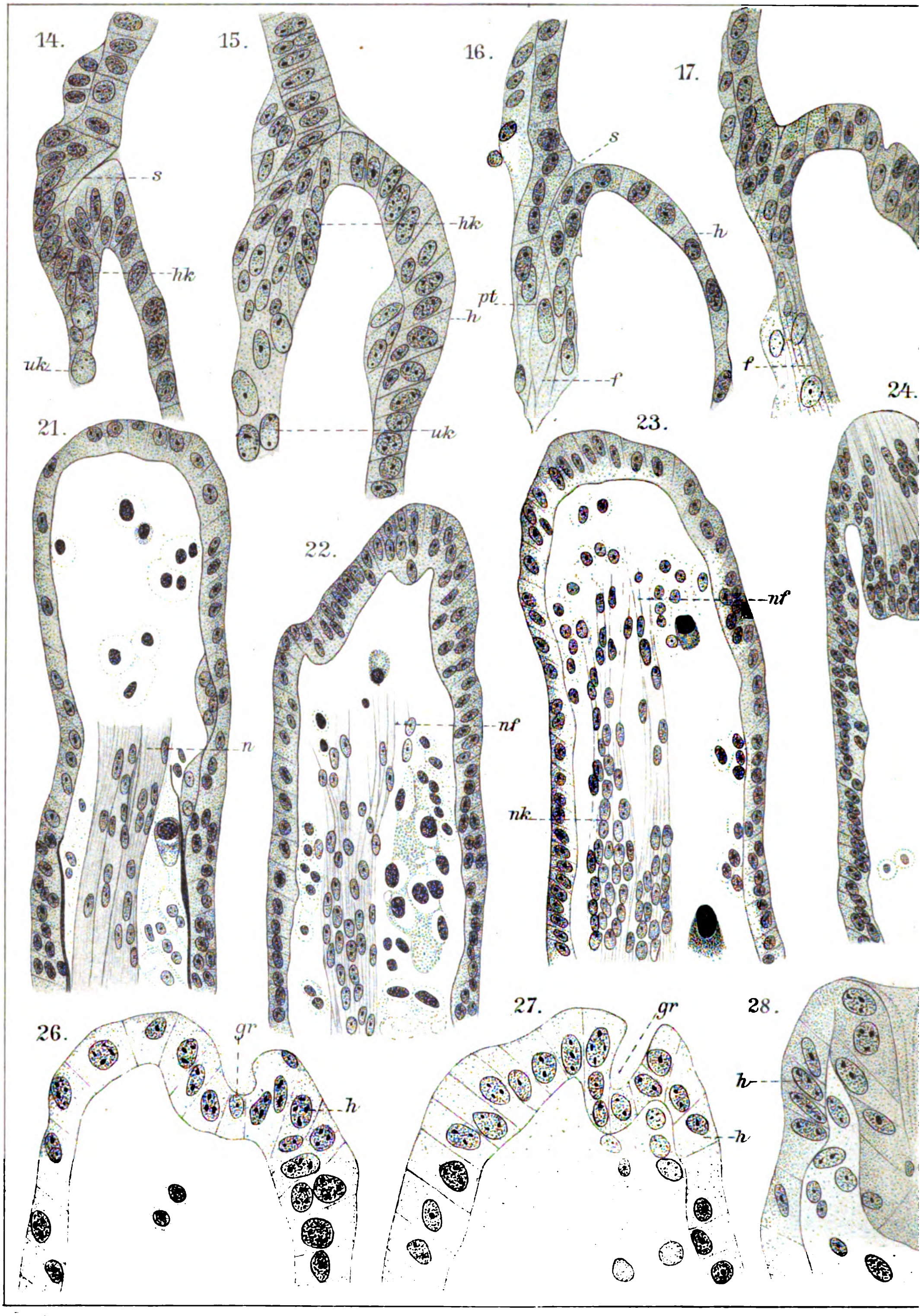
J. Öst gez.

Verlag v. Wilhelm E



igelmann in Leipzig

Lith. Anst. v E. A. Funke, Leipzig.



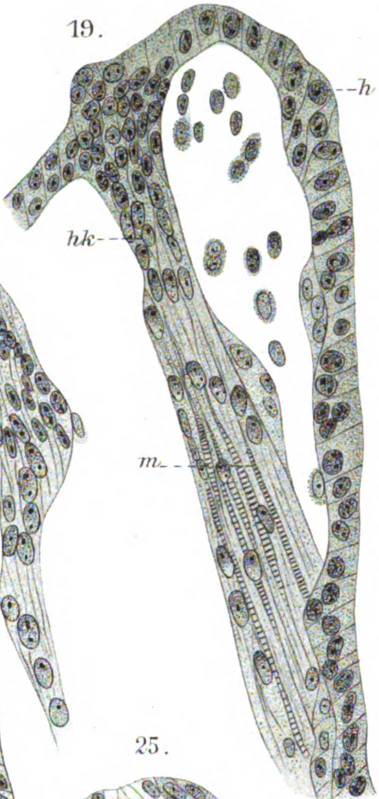
Verlag v. Wilhelm E

18.

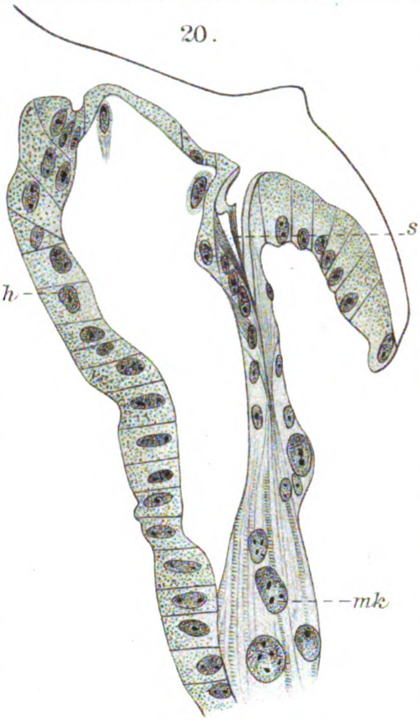




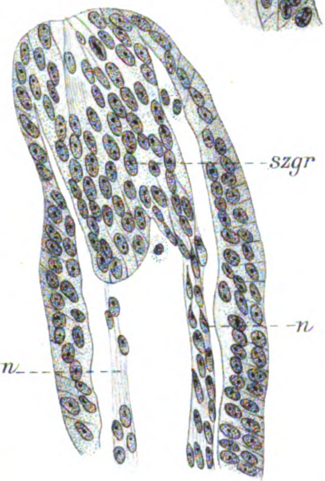
19.



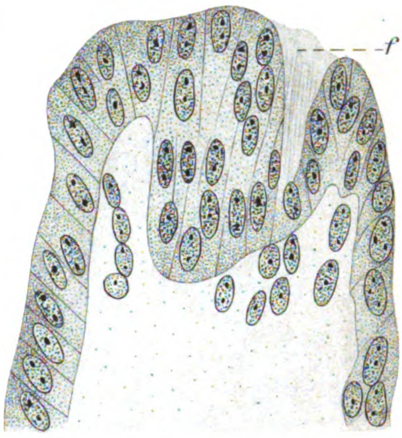
20.

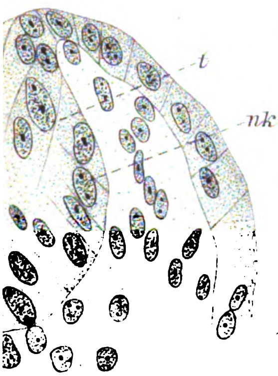


25.

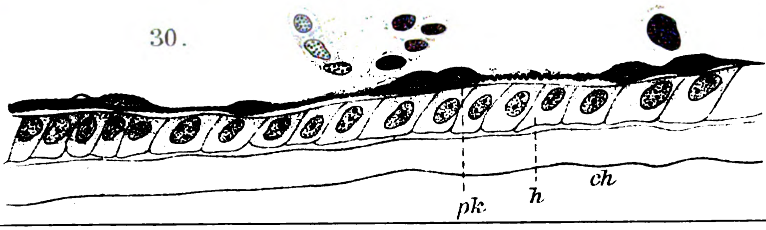


29.





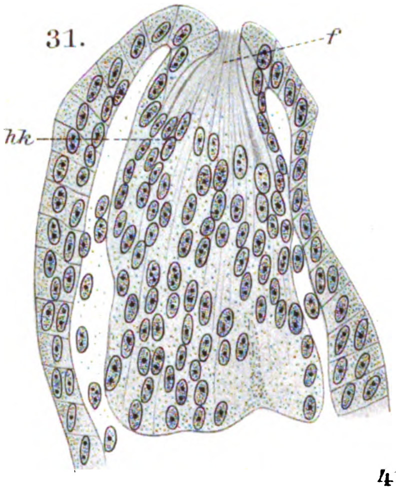
30.



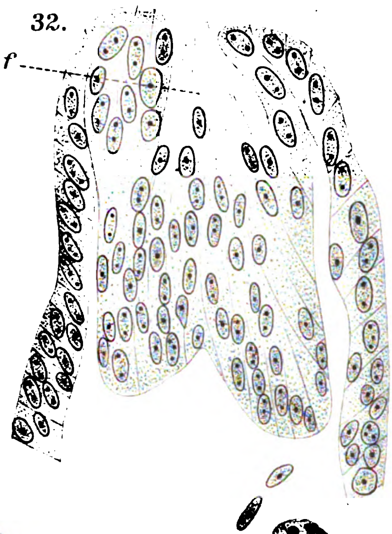
ıgelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

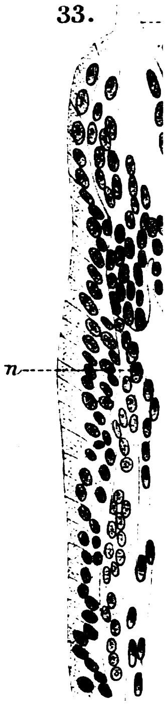
31.



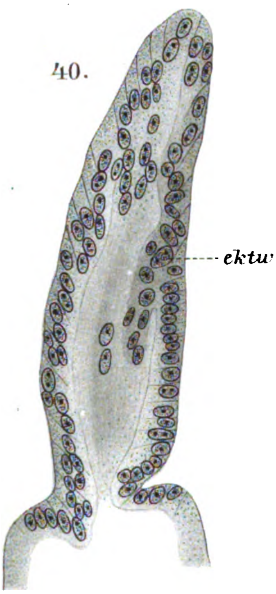
32.



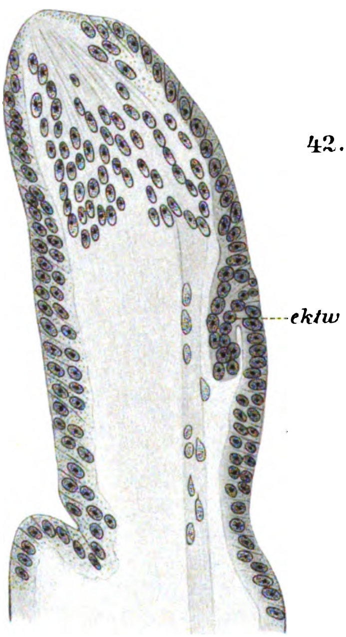
33.



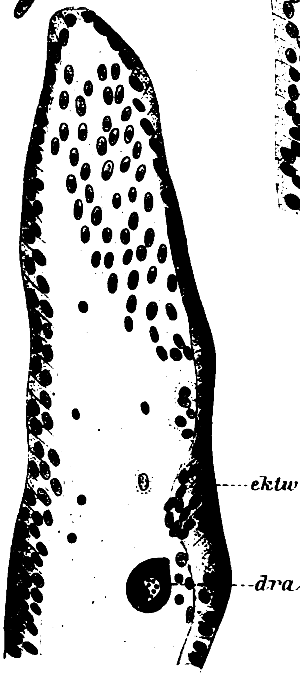
40.



41.

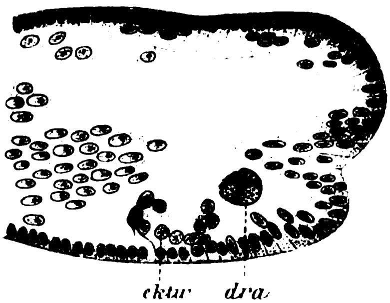


42.

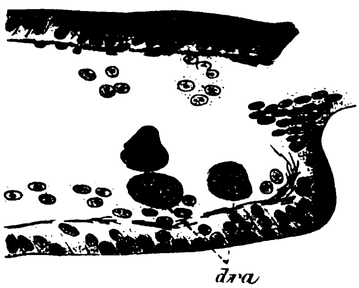




43.

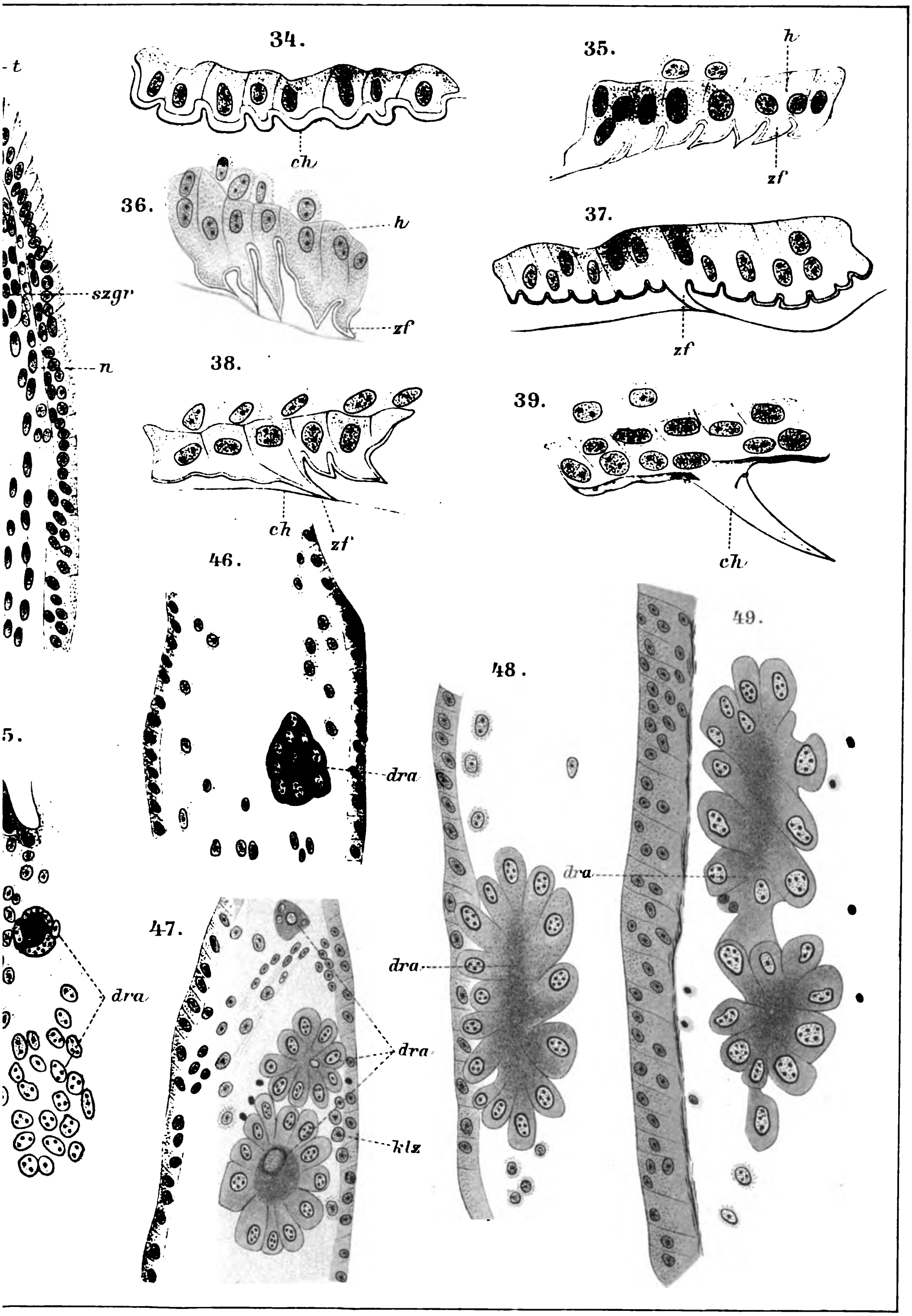


44.



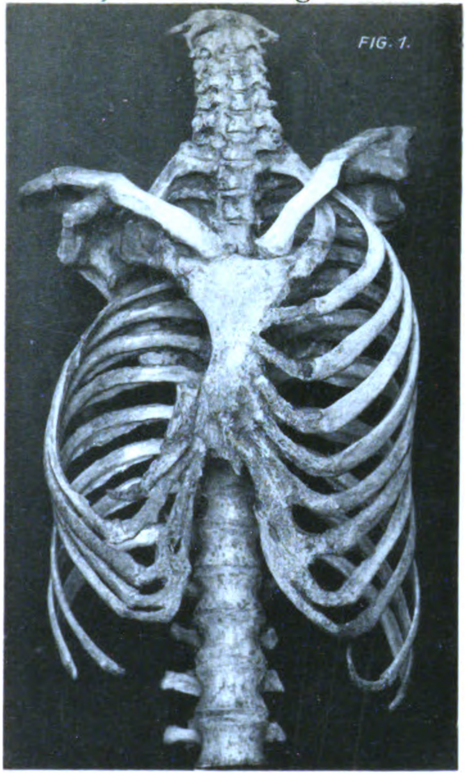
J. Ost del.

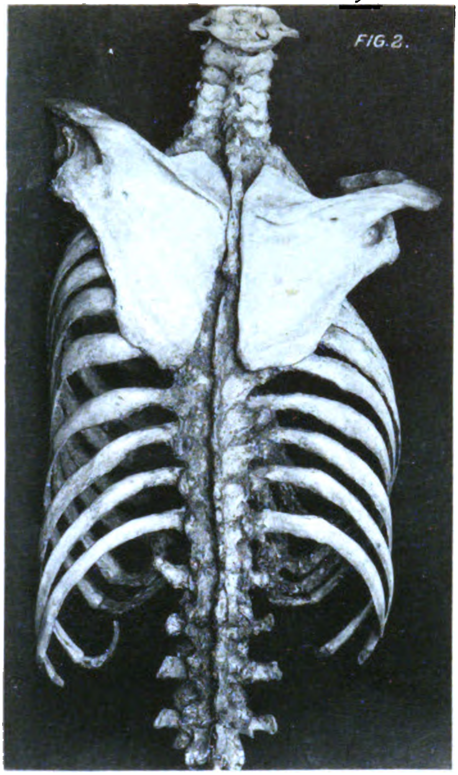
Verlag von Wilhelm En

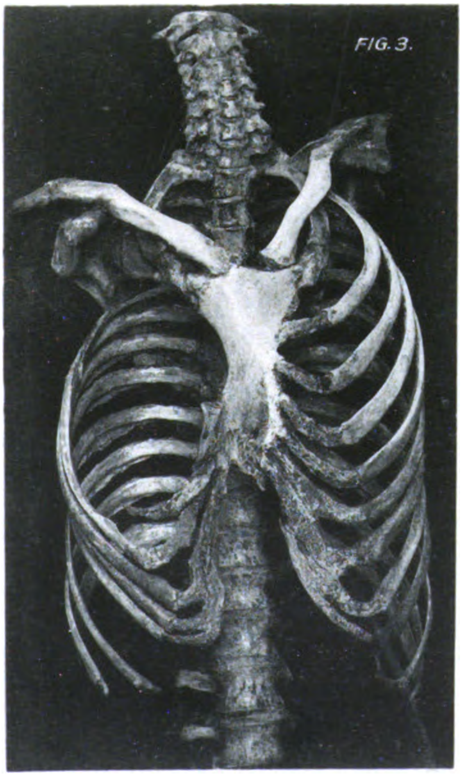


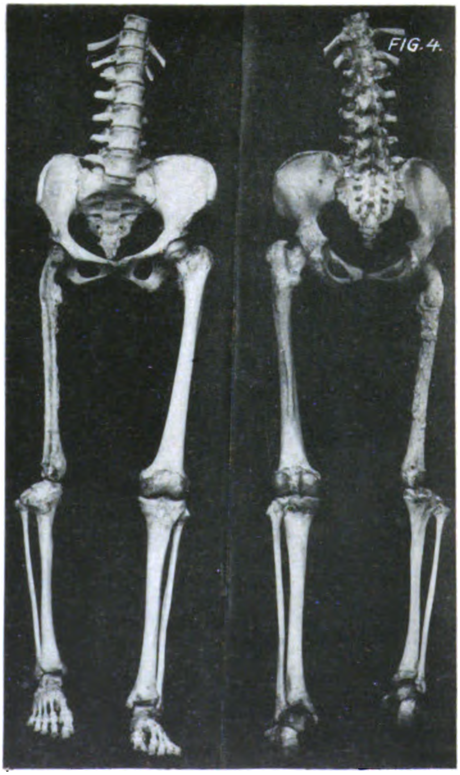
elmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig









Zu G. Pommer, Ein anatom. Beitr. etc.
Photogr. v. Praeparator N. Bock.

Lichtdruck von C. G. Röder G. m. b. H., Leipzig.

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.

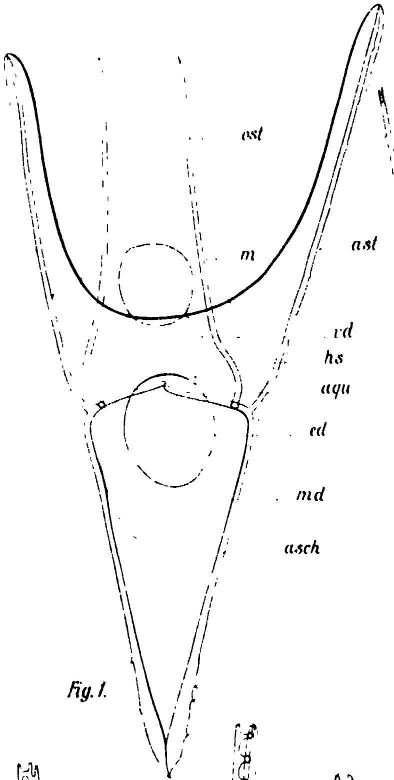


Fig. 1.

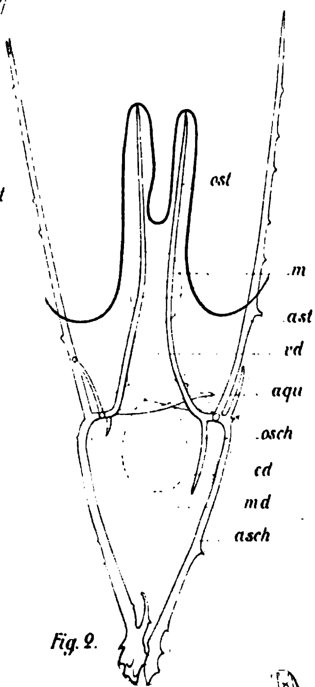


Fig. 2.

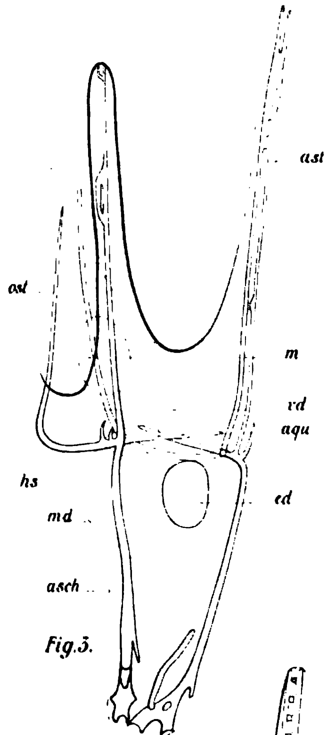


Fig. 3.

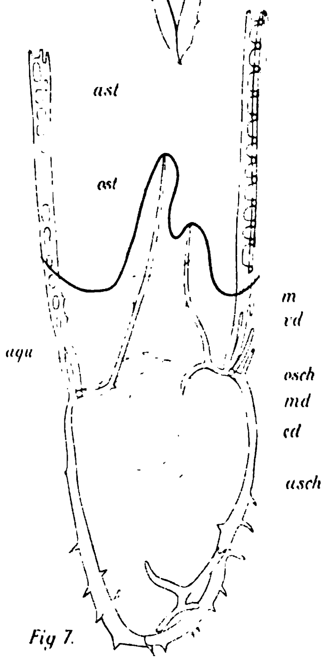


Fig 7.

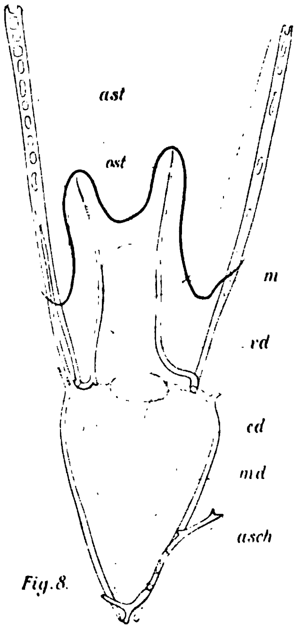


Fig. 8.

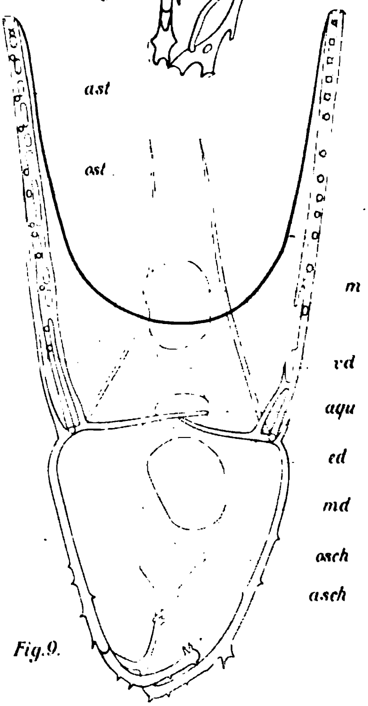


Fig. 9.

Wilhelm E

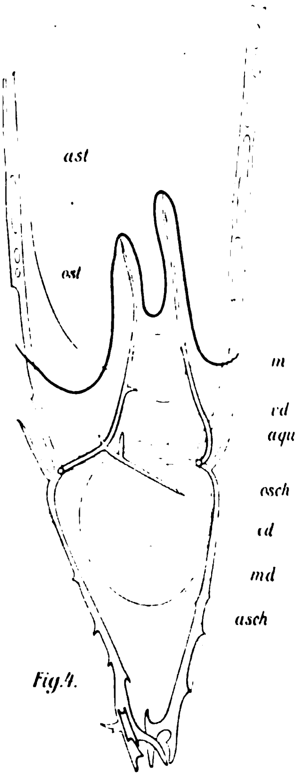


Fig. 4.

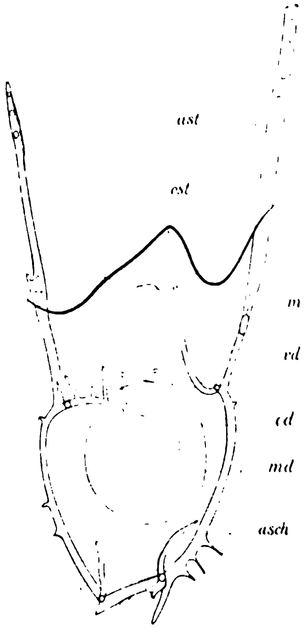


Fig. 5.

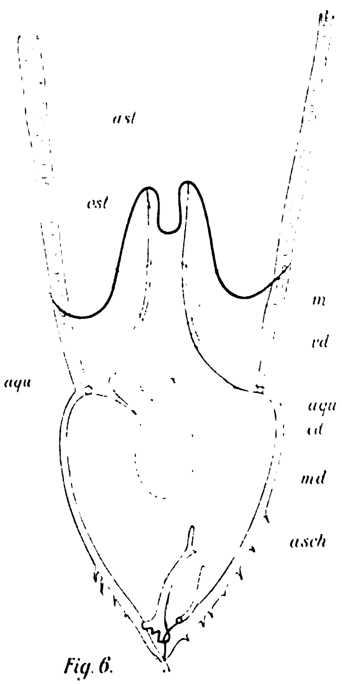


Fig. 6.

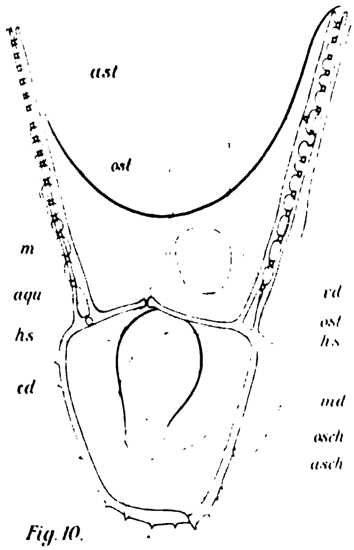


Fig. 10.

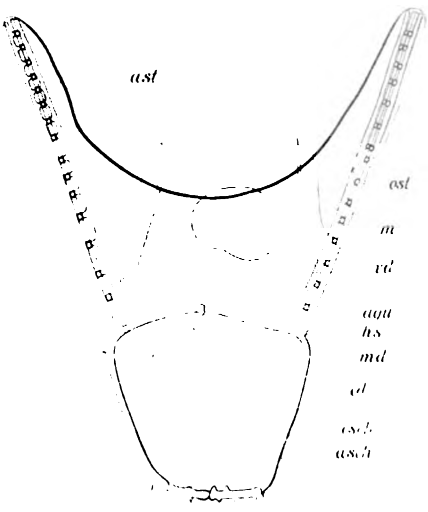
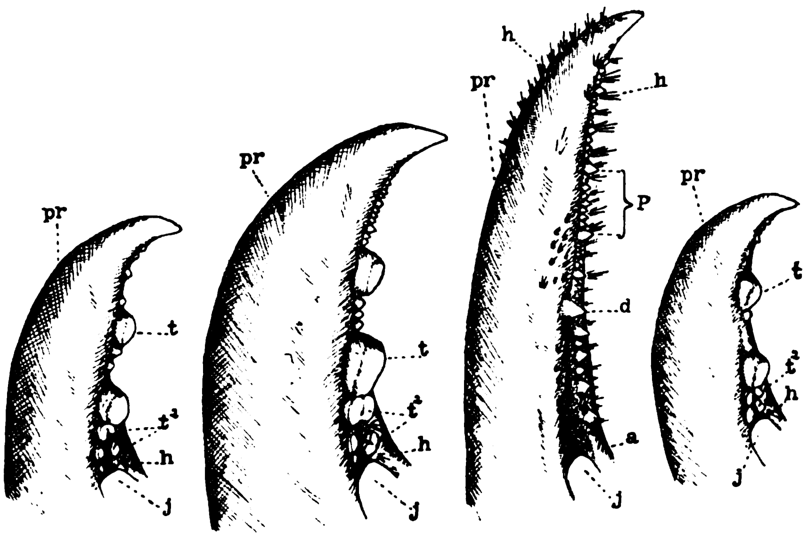


Fig. 11.

gelmann



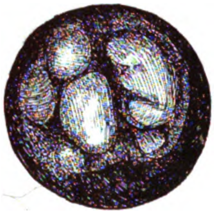
III I II IV



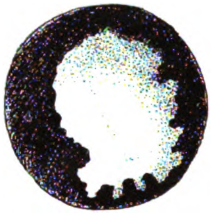
VII V VI VIII

Emmel.

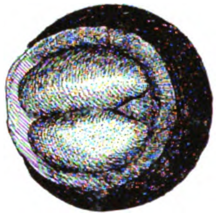
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



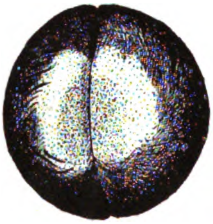
1



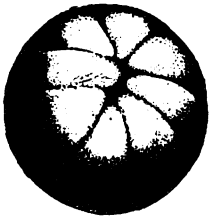
1A



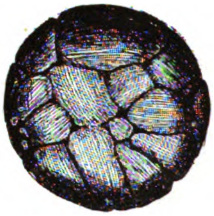
2



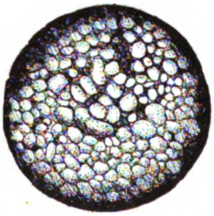
3



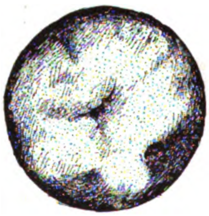
4



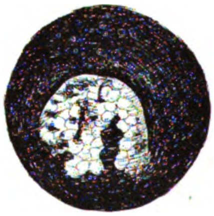
5



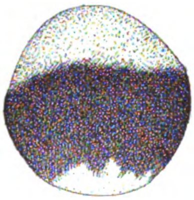
6



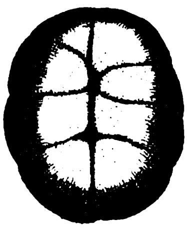
7



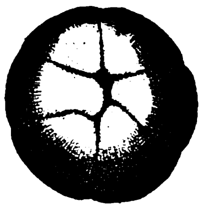
8



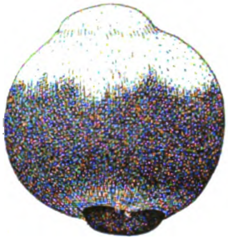
9



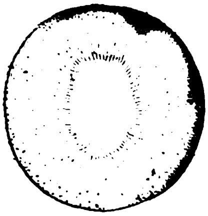
10



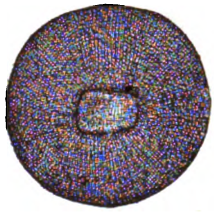
11



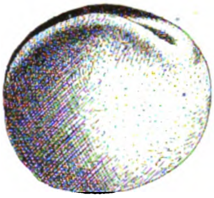
12



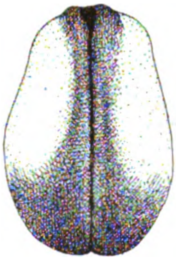
13



14



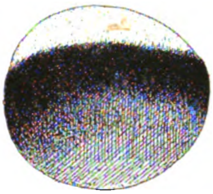
15



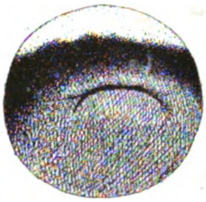
16



17



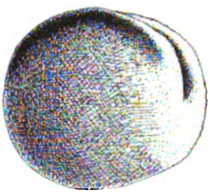
18



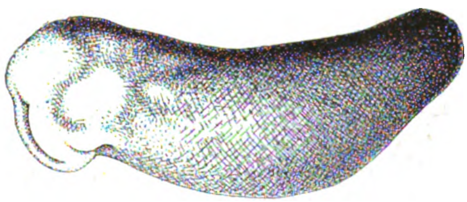
19



20

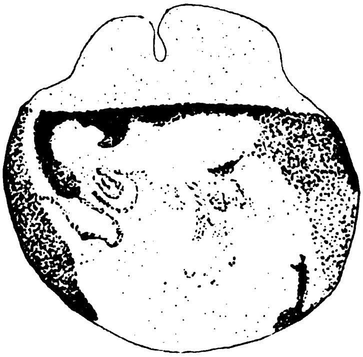


21

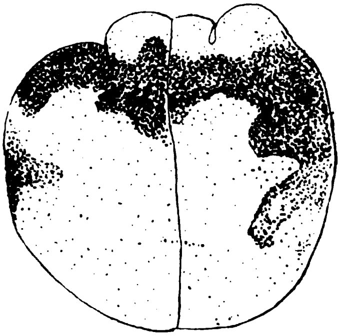


22

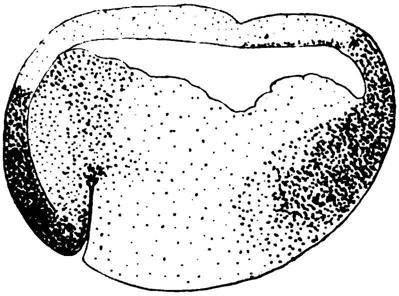
ıgelmann in Leipzig.



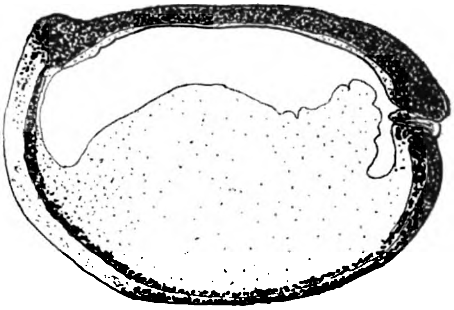
A



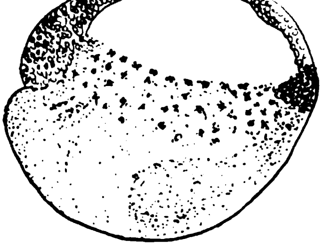
B



C



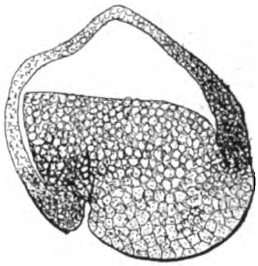
D



F



E



G

Morgan.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.